

Pr 3 835

Mars 1991  
Trimestriel

Fascicule 1  
Tome 22

# BULLETIN D'ÉCOLOGIE

19 AOÛT 1991



## SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

### BUREAU POUR L'ANNÉE 1990

#### Président :

P. OZENDA, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.90.11.94.

#### Vice-Présidents :

F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.

#### Présidents honoraires :

G. LEMEE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOU-TEVILLE, G. RICOU, M. LAMOTTE.

#### Secrétaire Général :

P. JOUVENTIN, C.E.B.A.S.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11 et Fax : 49.09.65.26.

#### Secrétaire Général adjoint :

E. GARNIER-SILLAM, Université Paris XII, Laboratoire de Biologie des Populations et de Zoologie, Biologie des Eaux et des Sols, avenue du Général de Gaulle, 94000 Créteil. - Tél : 48.98.91.44.

#### Trésorier :

H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 - Fax : 43.36.13.39.

#### Trésorier adjoint :

A. CANARD, Université de Rennes 1, Laboratoire de Zoologie et Écophysiologie, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. - Tél : 99.28.61.56.

### CONSEIL POUR L'ANNÉE 1990

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex.

Tél : 43.29.12.25.

BELLAN SANTINI D. (adresse ci-dessus).

BONIN G., Université de Provence, Centre St. Jérôme, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, avenue E. Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél : 91.28.84.37 Fax : 91.02.05.50.

CANARD A. (adresse ci-dessus)

CANCELA DA FONSECA J.-P., Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél : 64.22.37.40.

CARTON Y., Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél : 69.82.37.11.

CORRE J.-J., Laboratoire de Systématique et Géobotanique Méditerranéenne, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex Tél : 67.63.17.93.

DELPECH R., 1 rue Henriette, 92140 Clamart. - Tél : 90.95.00.32 ou 90.30.70.79.

ELKAÏM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75002 Paris. - Tél : 43.36.25.25.

GARNIER-SILLAM E., (adresse ci-dessus).

GILLET P., Laboratoire de Zoologie et Ecologie Marine, 3, place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.

GIRARD C., Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval Grignon. - Tél : 30.54.45.10 - Fax : 30.54.94.54.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. - Tél : 43.29.12.25.

GUELORGET O., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. - Tél : 67.63.91.44.

JEANSON C., Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. - Tél : 60.46.48.41.

JOUVENTIN P., (adresse ci-dessus).

JULVE P., 59, avenue Jean Degroote, 59270 Bailleul.

LAGAUTERIE (adresse ci-dessus).

LAZARE J.-J., Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. - Tél : 59.05.32.11.

MAURIN H., (adresse ci-dessus).

MULLER S., Laboratoire d'Ecologie, Université de Metz I, rue des Récollets, 57000 Metz.

OZENDA P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU G., Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 St-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.51.46.00.

RAMADE F., (adresse ci-dessus).

TESTARD P., Département de Biologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. — Tél : 43.29.12.25.

TREHEN P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Pétlan le Grand. - Tél : 99.07.81.81.

### CHARGÉS DE MISSION

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. - Tél : 28.49.00.83.

P. LAGAUTERIE, D.R.A.E. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22, place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. - Tél : 35.72.44.33.

P 3835

Trimestriel  
Mars 1991

Tome 22  
fascicule 1

# BULLETIN D'ÉCOLOGIE



## NOTE DE LA RÉDACTION

Les articles publiés dans ce fascicule correspondent à quelques unes des communications présentées au 5<sup>ème</sup> Colloque National de l'Association Française des Ingénieurs Écologues (A.F.I.E.), organisé à Lyon du 23 au 25 novembre 1989, en collaboration avec la Société d'Écologie.

Les actes complets du colloque ont été publiés (avril 1991) par les soins de l'A.F.I.E. sous le titre :

*« L'Écologie en France, des recherches aux applications : vers de nouvelles perspectives ».*

Ils peuvent être commandés à l'A.F.I.E. - 7, Villa des Gobelins, 75013 Paris,  
(prix = 300 Fr + 25 Fr de frais de port).

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041557 9

## BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— TOME 22 - N°1 —

Mars 1991

|                                                                                                                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Jean-Luc BEFFY & Sylvain DOLEDEC. — Mise en évidence d'une typologie spatiale dans le cas d'un fort effet temporel : un exemple en hydrobiologie. ....                                                           | 169 |
| Jacques HAURY. — Organisation et dynamique de la végétation d'une zone humide, aménagement et utilisation agricole pendant la période 1961-1989. ....                                                            | 179 |
| Henri TACHET, Michel BOURNAUD, Alain BERLY, Bernard CELLOT. — Le macrobenthos d'un fleuve et son milieu : interactions spatio-temporelles à l'échelle d'une station. ....                                        | 187 |
| Philippe USSEGLIO-POLATERA. — Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon. ....                                        | 195 |
| Henri PERSAT. — Espace et temps, pierres d'achoppement des études d'impact en milieu fluvial. ....                                                                                                               | 203 |
| Philippe LEBRETON & Jean-Pierre CHOISY. — Avifaune et altérations forestières. III. incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions <i>Quercus/Pinus</i> en milieu subméditerranéen. .... | 213 |
| B. DOCHE, V. POMMEYROL, J.P. PELTIER. — Les landes à Ericacées ( <i>Calluna</i> ies, <i>Rhodora</i> ies) et les vitesses de transformation des paysages végétaux en montagne (Massif Central et Alpes). ....     | 221 |
| Fabienne ROBACH, Isabelle EGLIN, Roland CARBIENER. — Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau. ....                                                | 227 |
| Jacques FOSSATI & Guy PAUTOU. — Les changements de végétation dans les marais de Chautagne (Savoie). ....                                                                                                        | 242 |

|                                                                                                                                                                                                       |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Jean-Luc BEFFY & Sylvain DOLEDEC. — How to detect a spatial typology in the presence of a strong temporal effect : an example in hydrobiology. ....                                                   | 169 |
| Jacques HAURY. — Organization, vegetation dynamics, management and agricultural uses in a wetland from 1961 to 1989. ....                                                                             | 179 |
| Henri TACHET, Michel BOURNAUD, Alain BERLY, Bernard CELLOT. — The macrobenthos in its environment : spatio-temporal interactions in a station of a large river. ....                                  | 187 |
| Philippe USSEGLIO-POLATERA. — Graphical expression of the ecological significance of a faunal community, and its application to the study of the Rhone River macroinvertebrates at Lyons. ....        | 195 |
| Henri PERSAT. — Space and time, stumbling-blocks of impact studies in large rivers. ....                                                                                                              | 203 |
| Philippe LEBRETON & Jean-Pierre CHOISY. — Avifauna and forest alterations. III. Effects of forest management on bird life : <i>Quercus/pinus</i> substitutions in submediterranean environments. .... | 213 |
| B. DOCHE, V. POMMEYROL, J.P. PELTIER. — The Ericaceae heathlands ( <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Rhododendron ferrugineum</i> ) and rates of the changes in the plant cover. ....                      | 221 |
| Fabienne ROBACH, Isabelle EGLIN, Roland CARBIENER. — Rhine hydrosystem : aquatic vegetation in relation with water quality (Rhinau island). ....                                                      | 227 |
| Jacques FOSSATI & Guy PAUTOU. — Vegetation changes in the Chautagne-fens (Savoie, France. ....                                                                                                        | 242 |

## MISE EN ÉVIDENCE D'UNE TYPOLOGIE SPATIALE DANS LE CAS D'UN FORT EFFET TEMPOREL : UN EXEMPLE EN HYDROBIOLOGIE\*

Jean-Luc BEFFY & Sylvain DOLEDEC

Université Claude Bernard LYON I - URA CNRS 367 « Ecologie des eaux douces »  
43, Boulevard du 11 novembre 1918 - 69622 Villeurbanne cedex

### SUMMARY

(original scientific paper)

*HOW TO DETECT A SPATIAL TYPOLOGY IN THE PRESENCE OF A STRONG TEMPORAL EFFECT : AN EXAMPLE IN HYDROBIOLOGY.*

The study of PERRIN & ROUX (1978) concerning the benthic macroinvertebrates communities of a part of the Upper-Rhone from Geneva to Lyon (France) permitted to display a sharp seasonal typology which prevails over a very restricted spatial influence. This result follows the analysis of the FI-F2 samples ordination stemmed from the Correspondence Analysis of the ternary matrix (dates x stations) x species. Through their interpretation, the authors infer the lack of influence of the spatial component (downstream succession) on the variability of the abundances of macroinvertebrates.

Our paper aims to show that the spatial influence was significantly reduced, on one hand by the choice of a kind of data organization, on the other hand by the statistical method applied. Hence, we suggest that two methods - Between-Classes and Within-Classes Correspondence Analysis - are quite fitted to the study of the influence of one experimental factor. These methods which are described in DOLEDEC & CHESSEL (1989) use 1) some modifications in the organization of the samples-species matrix and 2) the application of a standard program of Factorial Correspondence Analysis.

In this paper, we consider ternary matrix with species as columns and sampling stations by sampling dates as lines. For example, Between-dates (or stations) Correspondence Analysis consists in the addition, for a taxon (as column), of each line by sampling dates (or stations) of the ternary matrix. Such a table is then processed with an ordinary Factorial Correspondence Analysis.

Within-dates (or stations) Correspondence Analysis consists in the deviations of each line of the ternary matrix to the mean of each taxon by sampling dates (or stations).

In phytocological investigations where spatial patterns are often preponderant, other possible modifications in the organization of a ternary matrix may introduce to 1) the study of a permanent arrangement with modifications of the floristic communities, 2) the study of a temporary arrangement with permanent floristic communities and 3) the study of a temporary arrangement with the modifications of floristic communities (see Fig. 5). In hydrobiological studies, such an approach could be planned to bring forward the persistence of the faunistic communities following the construction of a dam.

**KEY WORDS :** Benthic macroinvertebrates, spatial typology, temporal pattern of succession, data organization, between-classes and within-classes Correspondence Analysis.

### RÉSUMÉ

(travail original)

L'étude réalisée par PERRIN & ROUX (1978) sur les peuplements de macroinvertébrés benthiques d'une portion du Haut-Rhône a permis de mettre en évidence une typologie saisonnière marquée qui domine une influence spatiale très réduite. De ce résultat, qui découle de l'examen du plan factoriel FI-F2 de l'AFC réalisée sur le tableau (dates x stations) x espèces, les auteurs déduisent l'absence d'influence de la composante spatiale dans la variabilité des abondances. L'objet du présent travail est de montrer que l'importance de cette influence spatiale a été considérablement atténuée, d'une part par l'adoption d'un certain type d'organisation des données, d'autre part par le traitement statistique appliqué à celles-ci. En conséquence, nous proposons deux méthodes d'analyse - l'AFC inter-blocs et intra-blocs - parfaitement adaptées à l'étude de l'influence d'un facteur expérimental.

**MOTS CLÉS :** Macroinvertébrés benthiques, typologie spatiale, succession temporelle, organisation des données, AFC inter-blocs et intra-blocs.

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990.

## INTRODUCTION

La majorité des travaux sur la dynamique spatio-temporelle des peuplements reposent en pratique sur l'application d'un plan d'expérience aboutissant à l'obtention d'un cube de données dont les arêtes correspondent à trois types de composantes. L'échantillonnage d'espèces diverses - éléments de la composante faunistique - s'effectue dans plusieurs sites de prélèvements - éléments de la composante spatiale - à différentes dates - éléments de la composante temporelle. L'étude peut se limiter à l'obtention d'informations faunistiques avec des relevés d'abondances ou peut être étoffée par l'acquisition simultanée d'informations relatives au biotope. L'emploi des données relatives au milieu est motivé par les objectifs qui ont présidé à la mise en œuvre de l'étude mais aussi par les moyens statistiques disponibles. En effet, ces informations peuvent être intégrées ou non au traitement des données faunistiques.

Dans l'affirmative, l'analyse statistique va porter sur deux tableaux résultant de l'organisation des deux sortes de données. Cela relève d'une stratégie de couplage répétée dans le temps qui se révèle optimale au niveau de la mise en relation entre faune et milieu mais constitue, en même temps, un problème statistique complexe et très ouvert, comme le confirment les développements théoriques récents (TER BRAAK, 1986 et 1988 ; SABATIER, 1987).

L'autre possibilité consiste en l'analyse statistique conjointe de tableaux faunistiques juxtaposés en ligne. Cette démarche, permise par le recours à des méthodes dites multitables, prend en compte les données relatives du milieu au niveau de l'interprétation des résultats et non au niveau de leur obtention (variables supplémentaires). Nous allons nous intéresser à cette stratégie en nous focalisant sur une problématique simple : l'étude de l'influence spécifique de chacune des trois composantes, évoquées précédemment, sur la structure qualitative globale des données. Que l'expérimentateur souhaite mettre en évidence une influence ou qu'il désire la supprimer, il existe à chaque fois une approche adéquate : L'AFC inter-classes pour la prise en compte d'une influence et l'AFC intra-classes pour son élimination. Ces deux méthodes ont été depuis peu commentées et testées en hydrobiologie (DOLEDEC & CHESSEL, 1989) et notre propos s'inscrit dans le prolongement de ce travail.

Des méthodes aux fondements plus complexes telles que l'analyse triadique (élaborée par JAFFRENOU, 1978 et mise en œuvre dans THIOULOUSE & CHESSEL, 1987 ; DOLEDEC, 1988 ; CENTOFANTI *et al.*, 1989) ou la méthode STATIS (annoncée dans ESCOUPIER, 1970 et explicitée entièrement dans LAVIT, 1988) éliminent une influence dans la variabilité des valeurs, ou de la structure des données, par rapport à un état de référence. Ceci est bien sûr une approche différente de la nôtre.

Dans un premier temps, nous expliciterons brièvement les fondements et les potentialités des deux approches introduites précédemment. Dans un second temps, nous procéderons à une mise en œuvre sélective sur un exemple en hydrobiologie. A cet effet, nous proposons une illustration de l'apport de ces méthodes dans la satisfaction d'objectifs limités puisque liés à une problématique écologique précise. De plus, le plan d'observation de l'étude considérée n'étant pas complet (données manquantes), l'éventail des potentialités est notablement réduit. Enfin, une expérimentation exhaustive subordonnant les objectifs aux techniques de traitement de données ne présenterait qu'un intérêt purement statistique.

## PRÉSENTATION MÉTHODOLOGIQUE DES DEUX APPROCHES

Lorsque l'on dispose d'un tableau de données tridimensionnelles, il est possible de le mettre sous la forme d'un tableau bidimensionnel en groupant, par exemple, deux indices sur les lignes. Dans notre cas, un indice représente les espèces, un autre est affecté aux sites de prélèvements et un troisième caractérise les dates. En théorie, trois tableaux peuvent être élaborés selon l'indice choisi pour les colonnes. Pour chacun de ces tableaux quatre points de vue peuvent être envisagés (cf. FIG. 1).

## LA PRISE EN COMPTE DE L'INFLUENCE D'UN FACTEUR EXPÉRIMENTAL PAR L'AFC INTER-BLOCS

Le principe de l'AFC inter-blocs est naturel. Il s'agit de comparer les profils cumulés associés à chacune des modalités d'une variable donnée. Dans notre cas, trois variables sont considérées : ce sont les variables faunistiques, spatiales et temporelles dont les modalités sont respectivement les espèces, les stations et les dates. Mathématiquement, chaque profil cumulé correspond à la somme des profils des modalités d'une des deux variables restantes. Le tableau obtenu a alors un nombre de lignes égal au nombre de modalités de la variable prédominante alors que les colonnes sont en nombre égal au nombre de modalités de la 3<sup>ème</sup> variable. L'ensemble des lignes associées à une modalité forme un bloc et l'AFC inter-blocs sensu stricto se définit comme l'AFC ordinaire du tableau des profils qui n'est rien d'autre que l'ACP de ce tableau où chaque ligne est pondérée par la somme des effectifs des lignes appartenant au bloc, alors que chaque colonne est pondérée par son effectif marginal invariant par rapport à une AFC classique (pour le lien entre ACP et AFC voir le schéma de dualité introduit dans CAILLIEZ & PAGES, 1976 ; les synthèses de BUYSE, 1983 et GREENACRE, 1984 sur l'AFC et la définition de l'AFC dans ESCOUPIER, 1982

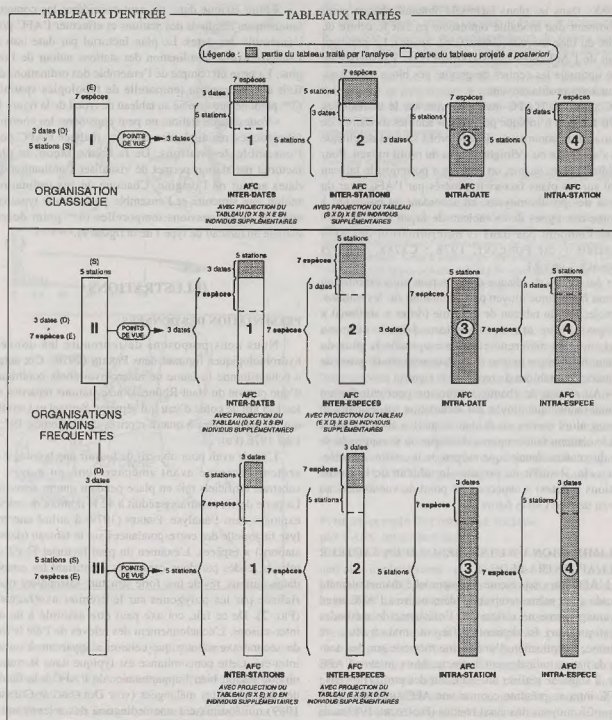


FIG. 1 — Présentation des AFC inter et intra applicables à un tableau de données tridimensionnelles selon le point de vue adopté. L'illustration est fournie à partir d'un plan d'observation fictif où l'on suppose que 7 espèces sont présentes dans 5 stations à 3 dates. Pour chacune des trois possibilités d'organisation des données sous forme bidimensionnelle (I, II et III), quatre analyses sont réalisables (numérotées de 1 à 4). Nous nous intéresserons dans l'illustration aux 4 analyses du tableau organisé suivant I.

Display of the between-classes and within classes Correspondence Analysis that can be applied to a tridimensional data table according to the point of view considered. In the example we suppose that 7 species are assumed to be present in 5 stations at 3 dates. For each of the three kind of bidimensional data organization (I, II and III), 4 analyses are possible (labelled from 1 to 4). In the further illustration, our interest is focussed on the 4 data analysis processed on the bidimensional data organization n°1.

et 1985). Dans les plans factoriels obtenus, chaque point symbolisant une modalité représente en fait le centre de gravité du bloc associé (GREENACRE, *op.cit.*). Le principal intérêt de l'AFC inter-blocs consiste donc à disperser de façon optimale les centres de gravité des blocs qui s'assimilent à des profils moyens.

Cependant, L'AFC inter exécutée sur le tableau des profils moyens n'indique pas quelles sont les modalités de la variable de sommation dont le profil au sein de chaque bloc s'approche ou s'éloigne le plus du profil moyen. Pour remédier à cette lacune, on projette a posteriori le tableau initial sur les plans factoriels générés par l'AFC inter du tableau des profils moyens, en accordant un poids nul à chacune des lignes de ce tableau de façon à ce qu'elles n'interviennent pas dans la détermination des axes factoriels (voir FOUCART, 1978 ; CAZES, 1982 et GREENACRE, *op.cit.*).

- Au niveau de chaque date, on peut ainsi calculer un contenu faunistique moyen par sommation sur les stations. La projection du tableau de la forme (dates x stations) x espèces exhibe alors les stations dont le contenu faunistique se différencie ou se rapproche le plus du contenu faunistique moyen de la date associée (1<sup>er</sup> point de vue associé au tableau de type I de la figure 1).

- Au niveau de chaque station, on peut calculer un contenu faunistique moyen par sommation sur les dates et on peut alors mettre en évidence quelles sont les dates dont le contenu faunistique se distingue ou se rapproche le plus du contenu faunistique moyen de la station associée. Pour cela, il suffit de projeter le tableau de la forme (stations x dates) x espèces (2<sup>ème</sup> point de vue associé au tableau de type I de la figure 1).

## L'ÉLIMINATION DE L'INFLUENCE D'UN FACTEUR PAR L'AFC INTRA-BLOC

L'AFC intra représente une approche diamétralement opposée et en même temps complémentaire à l'AFC inter. Cet antagonisme ne reflète pas l'existence de méthodes statistiques aux fondements différents mais traduit, au contraire, l'application d'une même méthode sur des données de nature radicalement distincte. Alors qu'avec l'AFC inter, il s'agit de réaliser une AFC sur des profils moyens ; l'AFC intra se présente comme une AFC sur les écarts à ces profils moyens dits aussi résidus (BENZECRI, 1983 mais aussi ESCOFFIER & DROUET, 1983 ; GREENACRE, *op.cit.* ; SABATIER, *op.cit.*). Au sein de chaque bloc, la moyenne de ces écarts est nulle par définition. Cette propriété a pour conséquence le positionnement de tous les centres de gravité des blocs à l'origine des plans factoriels issus de l'AFC. L'intérêt de la démarche réside dans la maximisation de la dispersion autour de l'origine. Concrètement, le tableau traité est de même dimension que le tableau initial mais il se compose des données centrées par blocs.

- Pour chaque date, on peut considérer les contenus faunistiques résiduels des stations et effectuer l'AFC pour l'ensemble des dates. Le plan factoriel par date issu de l'analyse exhibe l'ordination des stations autour de l'origine. La prise en compte de l'ensemble des ordinations définit une succession temporelle de typologies spatiales (3<sup>ème</sup> point de vue associé au tableau de type I de la figure 1).

- Pour chaque station, on peut considérer les contenus faunistiques résiduels des dates et réaliser l'AFC pour l'ensemble des stations. De la même façon, le plan factoriel par station permet de visualiser l'ordination des dates autour de l'origine. Chacune de ces ordinations traduit une structure et l'ensemble procure une typologie spatiale de successions temporelles (4<sup>ème</sup> point de vue associé au tableau de type I de la figure 1).

## ILLUSTRATIONS<sup>1</sup>

### PRÉSENTATION DES DONNÉES

Nous nous proposons de reprendre les données hydrobiologiques figurant dans PERRIN (1978). Cet auteur a échantillonné la faune de macroinvertébrés benthiques d'une portion du Haut-Rhône. Douze stations réparties sur les 125 km de cours d'eau qui séparent Seyssel et Loyettes ont été prospectées à quatre reprises de l'automne 1975 à l'été 1976 (Fig. 2).

L'étude avait pour objectif de fournir une typologie du secteur concerné avant aménagement, au moyen de substrats artificiels mis en place pendant quatre semaines. La perte de six substrats a réduit à 42 le nombre de relevés exploités dans l'analyse. PERRIN (1978) a utilisé une analyse factorielle des correspondances sur le tableau (dates x stations) x espèces. L'examen du plan factoriel FI-F2 des relevés, codés par deux caractères identifiant les couples dates-stations, révèle une forte structure saisonnière matérialisée par les polygones sur le premier axe factoriel (Fig. 2). De ce fait, cet axe peut être assimilé à un axe inter-saisons. L'échelonnement des relevés de l'été le long du second axe montre que celui-ci s'apparente à un axe intra-été. Cette concomitance est typique dans la mesure où elle traduit bien l'appartenance de l'AFC à la famille des analyses dites mélangées (voir DOLEDEC & CHESSSEL, 1989) qui fournissent une ordination des relevés imbriquant les influences en jeu. Il s'ensuit que la décomposition de la structure de variabilité des abondances nécessite l'étude séparée des influences spatiale et temporelle.

### ÉTUDE DE L'INFLUENCE SPATIALE

Dans le cadre d'une étude typologique, il est bien évident que l'on ne peut se contenter d'une approche saisonnière. On peut par contre rechercher :

<sup>1</sup> Tout ou partie des calculs utilise le logiciel ADECO de D. CHESSSEL, J. THIOULOUSE, J.-L. BEFFY et Y. AUDA (PIREN-Vallées Fluviales, URA CNRS 367, Université Lyon 1).

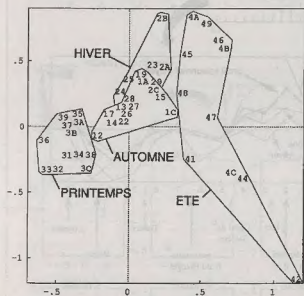
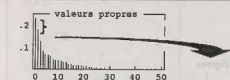
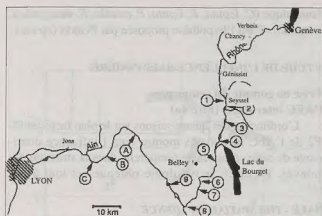


FIG. 2 — Présentation des données.

a - Emplacement des stations (modifié de PERRIN & ROUX, 1978).

b - Analyse factorielle des correspondances du tableau (dates x stations) x espèces - Graphe des valeurs propres et plan factoriel 1-2 des relevés. Dans cette analyse mélangée, l'identification des relevés est faite par un code à 2 caractères : le premier (allant de 1 à 4) donne la date de prélèvement ; le second (allant de 1 à 4) représente le numéro de la station. La construction des polygones permet de reconnaître le cycle saisonnier, constitué par 3 saisons principales (été, printemps et automne-hiver).

The data statement

a - Localization of the sampling stations (modified from PERRIN & ROUX, 1978).

b - Correspondence Analysis of the ternary matrix (dates x stations) x species - Eigenvalues diagram and F1-F2 samples ordination. In this mixed analysis, each sample is identified by two graphic signs : the first (labelled from 1 to 4) indicates the date of the sample ; the second (labelled 1 and C) stands for the sampling station. The drawing of the polygons permits to bring forward the seasonal cycle, including 3 major seasons (summer, spring and autumn-winter).

née nulle) ce qui permet de comparer les profils longitudinaux de chaque saison. De faibles écarts à la structure moyenne pour une majorité de stations traduisent une faible hétérogénéité spatiale de la saison (automne, hiver et printemps) alors que des écarts plus marqués fournissent un profil en « ligne brisée » révélateur de la présence d'une influence spatiale significative (été). La singularité de la saison d'été traduit la nette différenciation entre stations à l'étiage et justifie l'option méthodologique de VERNEAUX (1973) de pratiquer un échantillonnage en cette période (FIG. 3a).

### Prise en compte de l'influence spatiale par l'AFC inter-stations

Afin d'exhiber l'influence de la composante spatiale non plus implicitement - par déduction - mais de façon explicite, une AFC inter-stations a été effectuée. Là encore, le premier axe rend compte de la structure majeure. Les coordonnées factorielles des stations directement issues de l'analyse (centres de gravité) complétées par celles générées par projection d'individus supplémentaires (coordonnées de chaque station pour les quatre saisons) déterminent la structure saisonnière de chaque station. Si l'on positionne les stations selon un gradient amont/aval, les courbes obtenues en joignant les coordonnées « moyennes » ou projetées pour chaque station expriment respectivement une typologie stationnelle moyenne et une typologie stationnelle par saison. Dans notre cas, la similitude de l'allure générale des courbes permet de visualiser la permanence de la typologie spatiale au cours du temps (FIG. 3b). L'interprétation d'une telle constance peut s'appuyer sur deux hypothèses suivant que l'on considère la polluo-sensibilité ou la rhéophilie des unités systématiques en présence :

- comment s'exprime cette typologie d'une saison à une autre ?
- s'il existe une typologie moyenne ? Avec quelles significations ?
- quelles sont les images obtenues à l'aide de ces deux analyses ?

### Élimination de l'influence saisonnière par l'AFC intra-dates

Le graphe des valeurs propres montre que l'essentiel de la structure est prise en compte par le premier axe. Le centrage des coordonnées factorielles par date permet un positionnement des stations par rapport à une référence commune (structure moyenne caractérisée par une ordon-

1) On peut supposer une corrélation avec les différents apports perturbants au niveau des agglomérations ou « diluants » au niveau des affluents. La validation de cette hypothèse impliquerait une prise en compte des variables de milieu.

2) Les stations 1 à 4 et 12 sont les plus éloignées du chenal, dont elles s'isolent complètement en été, et sont de type lénitique, colonisées préférentiellement par des espèces lénitophiles (*L. limosa*, *P. tenuis*, *A. aquaticus*, *E. octoculata*, *G. complanata*). Les autres stations proches du chenal sont de type lotique comme l'atteste leur contenu

faunistique (*C. lepida*, *E. ignita*, *P. pusilla*, *E. maugetii*, *S. ornatum*). C'est l'hypothèse proposée par PERRIN (*op.cit.*).

### ÉTUDE DE L'INFLUENCE SAISONNIÈRE

#### Prise en compte du temps par l'AFC inter-dates (Fig. 4a)

L'ordination des quatre saisons sur le plan factoriel F1-F2 de l'AFC inter-dates montre bien l'influence dominante de cette composante temporelle dans la structure des relevés. En effet, la typologie obtenue est tout à fait

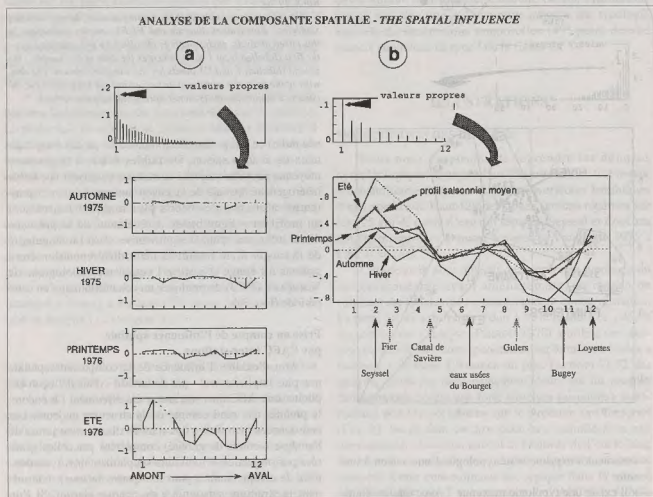


FIG. 3 — a) Résultats de l'AFC intra-dates. Typologie des relevés sur le 1<sup>er</sup> axe factoriel. Cette analyse permet l'obtention d'une collection de typologies spatiales.

b) Résultats de l'AFC inter-stations. Typologie des relevés sur le 1<sup>er</sup> axe factoriel. Pour chaque station, les « \* » correspondent à la moyenne des coordonnées factorielles des dates échantillonnées. En reliant les « \* », on obtient un profil stationnel moyen. Les courbes de part et d'autre de ce profil sont construites à partir de la projection du tableau initial en individus supplémentaires. Pour chaque station, elles rendent compte de l'écart de chacune des dates à la date « moyenne ».

a) Results of within-dates Correspondence Analysis. Samples ordination on the first factorial axis. This analysis permits to obtain a collection of spatial typologies.

b) Results of between-stations Correspondence Analysis. Samples ordination on the first factorial axis. For each station, the « \* » mean the average of the scores of the dates sampled. By joining the « \* », an averaged stationnal outline is obtained. The curves on both sides of this outline are elaborated from the projection of the initial data-table as additional rows. For each station, the curves account for the gap between each date and the averaged date.

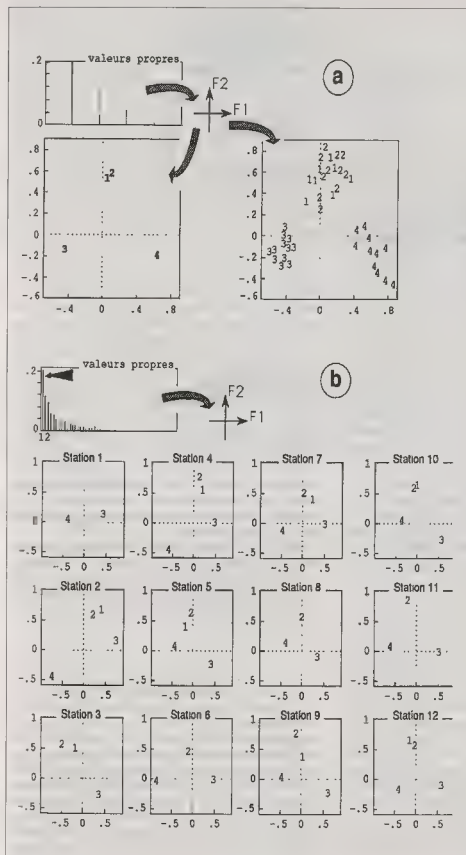


FIG. 4 — Analyse de la composante temporelle.

a) Résultats de l'AFC inter-dates. Typologie des quatre relevés saisonniers moyens dans le plan factoriel 1-2 (à gauche). Projection des relevés du tableau initial sur le plan factoriel 1-2 (à droite). Cette représentation permet de visualiser la dispersion des relevés de chacune des quatre saisons : on reconnaît la différenciation saisonnière déjà manifeste dans l'ordination des relevés sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC.

b) Résultats de l'AFC intra-stations. Typologie spatiale de successions temporelles dans le plan factoriel 1-2. On constate qu'à de faibles variations près la succession temporelle dans chaque station est proche du schéma saisonnier moyen (Fig. 4a). La permutation des positions du printemps (3) et de l'été (4) d'un plan aux autres est une conséquence de la diagonalisation. Elle est d'une importance mineure puisqu'elle ne modifie pas l'opposition de ces deux saisons le long du premier axe factoriel.

#### The temporal influence

a) Results of between dates Correspondence Analysis. Four averaged seasonal samples typology stemmed from FI-F2 samples ordination (on the left). Projection of the samples of the initial data-table on the first two axes plane (on the right). Such a projection demonstrates the samples dispersion at each season.

b) Results of within-stations. Correspondence Analysis. Spatial typology of temporal patterns of succession on the first two axes plan. Except short variations, the temporal pattern of succession in each station is similar to the averaged seasonal pattern (cf. Fig. 4a). The permutation between the two planes is a minor consequence of the diagonalization in that it does not change the opposition of these two seasons on the first factorial axis.

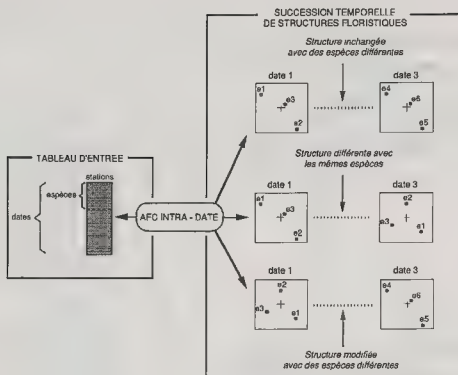


FIG. 5 — Proposition d'une application de l'AFC intra en phytocécologie.  
Proposition of an application of within-classes Correspondence Analysis in phytocological studies

comparable à celle générée par l'AFC globale qu'elle épure en la débarrassant de toute influence « parasite ». La distinction des trois saisons principales - automne-hiver, printemps et été - s'affirme avec la projection en lignes supplémentaires du tableau initial dans la mesure où aucun recouvrement entre relevés de saison différente n'est observé.

#### Élimination de l'influence spatiale par l'AFC intra-stations (Fig. 4b)

L'objectif de cette analyse est d'étudier le degré de variation de la forte structure saisonnière d'une station à l'autre. A cette fin, la partition par station de l'ordination des relevés montre une assez remarquable stabilité (Fig. 4b) que l'on peut relier à l'ubiquité le long du cours d'eau d'un certain nombre d'espèces telles que :

— *Sphaerium* sp., *Gammarus fossarum* et *G. pulex* présents toute l'année, *Brachyptera risi* (hivernale), *Heptagenia sulphurea* présente toute l'année, *Baetis rhodani*, *Habroleptoides modesta*, *Hydropsyche modesta*, *Hydropsyche contubernalis*, *Hydropsyche pellucidula* (en automne), en automne-hiver.

— des Oligochètes (*Chaetogaster* sp., caractéristique), *Ancylus fluviatilis*, *Isoperla obscura* (caractéristique), de

nombreuses espèces d'Ephéméroptères, *Potamanthus luteus*, les Leptophlebiidae, *Ephemerella ignita*, *Hydropsyche siltalai* (le plus caractéristique), *Elmis aenea*, *Elmis coiffaiti*, au printemps.

— de nombreuses Planaires et Mollusques (*Bithynia tentaculata*, *Limnaea limosa*, *Pisidium* sp.) ainsi que *Asellus aquaticus*, *Baetis bioculatus*, *Hydroptila* sp., *Cheumatopsyche lepida*, tous caractéristiques, en été.

Ce bref descriptif faunistique corrobore les résultats de PERRIN (*op. cit.*).

#### DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Un double enseignement peut être tiré de cet exposé méthodologique :

1) En théorie, il faut situer les AFC inter et intra dans une orientation méthodologique précise, à savoir l'étude d'un tableau par rapport à un modèle. En effet, l'AFC doit être considérée comme « une méthode d'exploration de l'écart entre le tableau observé et celui qui découlerait de l'indépendance » (ESCOUFIER, *op.cit.*, voir aussi ESCOUFIER, 1984). L'emploi consécutif des AFC inter et intra associées constitue une démarche qui traduit bien,

en transposant la formulation de FALGUEROLLES (de) et HEIJDEN (1987) pour décrire l'AFC, l'expression d'une stratégie en trois étapes :

— La première étape correspond au choix du modèle d'indépendance et à l'ajustement des profils moyens à ce modèle (AFC inter).

— La seconde étape tient à la suppression de la part expliquée des données (calcul des écarts par rapport aux profils moyens = élimination de l'influence de l'appartenance à un bloc).

— La troisième étape concerne la recherche de la structure encore présente dans la part inexpliquée des données (l'AFC intra permet une ordination des modalités d'une seconde variable dans les plans factoriels associés à chacune des modalités de la variable dont on élimine l'influence).

2) En pratique, la multiplicité des potentialités des AFC inter et intra repose sur deux éléments : l'organisation et la nature des données. Pour chacune des deux stratégies auxquelles sont associées ces méthodes, nous n'avons présenté qu'une façon d'organiser le tableau initial sur les trois possibles (cf. Fig. 1). Or ce choix, justifié ici au regard de l'objectif recherché, semble évident dès lors que l'on dispose d'un cube de données spatio-temporelles. Cet état de fait présente le double risque, d'une part d'organiser les données de façon non pertinente au regard de l'objectif poursuivi, d'autre part de réduire la capacité d'investigation des méthodes dites multitableaux. Cela nous amène à réfléchir sur les conditions d'une extension à un domaine - la phytoécologie - où les composantes spatiales s'avèrent souvent prépondérantes (BEFFY, 1989). L'étude de la succession temporelle de structures floristiques après une perturbation majeure du milieu témoigne de cette spécificité. Ainsi, lorsque GLOAGUEN & GAUTIER (1981) s'intéressent à la dynamique de recolonisation d'une terre brûlée, ils échantillonnent les mêmes stations trois années de suite au moyen de placettes permanentes. Le tableau d'entrée, de la forme (dates x espèces) x stations, fournirait le profil stationnel des espèces pour chaque date. En réalisant l'AFC intra-date de ce tableau afin de maximiser la variabilité des sous tableaux espèces x stations (3<sup>ème</sup> point de vue associé au tableau de type II de la figure 1), l'un des trois phénomènes suivants caractérisera la transition d'une date à une autre (Fig. 5) :

1) La permanence d'une structure avec modification du contenu floristique. 2) La non permanence d'une structure avec permanence du contenu floristique. 3) La non permanence d'une structure avec modification du contenu floristique.

En hydrobiologie, une approche semblable pourrait être envisagée, par exemple pour étudier la permanence de la structure faunistique à la suite d'un aménagement hydroélectrique.

# BIBLIOGRAPHIE

- BEFFY, J.L., 1989 — *Evolutions de typologies ou typologies d'évolutions : le traitement des données en Ecologie est-il adapté à ce problème ?* Rapport bibliographique de D.E.A., Université Lyon 1 : 46 p.
- BENZECRI, J.P., 1983. — Analyse de l'inertie intra-classe par l'analyse d'un tableau de correspondances. *Les Cahiers de l'Analyse des Données*, 8, 3 : 351-358.
- BUYSE, M., 1983. — Les différentes approches conduisant à l'analyse des correspondances. *Biom. Praxim*, 23 : 1-26.
- CAILLIEZ, F. & PAGES, J.P., 1976. — *Introduction à l'analyse des données* SMASH, 9 rue Duban, 75016 Paris : 616 p.
- CAZES, P., 1982. — Note sur les éléments supplémentaires en analyse des correspondances II. Tableaux multiples. *Les Cahiers de l'Analyse des données*, 7, 2 : 133-154.
- CENTOFANTI, M., CHESEL, D. & DOLEDEC, S., 1989. Stabilité d'une structure spatiale et compromis d'une analyse statistique multitableaux : application à la physico-chimie d'un lac réservoir. *Rev. Fr. Sci. Eau*, 2 : 71-93.
- DOLEDEC, S., 1988. — Les analyses multitableaux en écologie factorielle. II. Stratification longitudinale de l'Ardeche à partir de descripteurs physico-chimiques. *Acta Oecol., Oecol. Gener*, 9, 2 : 119-135.
- DOLEDEC, S. & CHESEL, D., 1989. — Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecol., Oecol. Gener*, 10, 3 : 207-232.
- ESCOFFIER, B., 1984. — Analyse factorielle en référence à un modèle. Application à l'analyse de tableaux d'échange. *Rev. Statistique Appliquée*, 32 : 25-36.
- ESCOFFIER, B. & DROUET, D., 1983. — Analyse des différences entre plusieurs tableaux de fréquences. *Cahiers de l'Analyse des données*, 8, 4 : 491-499.
- ESCOUFFIER, Y., 1970. — Echantillonnage dans une population de variables aléatoires réelles. *Publications de l'ISUP*, XIX, 4 : 1-47.
- ESCOUFFIER, Y., 1982. — L'analyse des tableaux de contingence simples et multiples. *Métron*, 40 : 53-77.
- ESCOUFFIER, Y., 1985. — L'analyse des correspondances : ses propriétés et ses extensions. *Institut international de la Statistique*, Amsterdam, août 1985 (Proceedings 45th session, 28.2.1 - 28.2.16).
- FALGUEROLLES, A. de & HEIJDEN, P.G.M. van der, 1987. — Sur l'analyse factorielle des correspondances et quelques unes de ses variantes. *Rev. Statistique Appliquée*, 35, 3 : 7-12.
- FOUCART T., 1978. — Sur les suites de tableaux de contingence indexés par le temps. *Statistique et Analyse des données*, 2 : 67-84.
- GLOAGUEN, J.C. & GAUTIER, N., 1981. — Pattern development of the vegetation during colonization of a burnt heathland in Brittany (France). *Vegetatio*, 46 : 167-176.
- GREENACRE, H.J., 1984. — *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London : 364 p.
- HOSSAERT-PALAUQUI, H. & GAUTIER, N., 1980. — Régénération d'une bande après incendie. I. Evolution de la structure du peuplement végétal au cours de la première année. *Bull. Ecol.*, 11, 3 : 373-386.
- JAFFRENOU, P.A., 1978. — *Sur l'analyse des familles fines de variables vectorielles*. Thèse de Doctorat, Université Lyon 1 : 97 p.
- LAVIT, C., 1988. — *Analyse conjointe de tableaux quantitatifs*. Masson. Paris : 253 p.
- LEBRETON, J.D., CHESEL, D., PRODON, R. & YOCOZ, N., 1988. — L'analyse des relations espèces - milieu par l'analyse canonique des correspondances. II. Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecol., Oecol. Gener*, 9, 2 : 137-151.
- PERRIN, J.F., 1978. — *Signification écologique des peuplements benthiques du Haut-Rhône français*. Thèse de 3e cycle, Université Lyon 1 : 171 p.

- PERRIN, J.F. & ROUX, A.L., 1978.— Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 6. La macrofaune benthique du fleuve. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 20 : 1494-1502.
- SABATIER, R., 1987.— *Méthodes factorielles en analyse de données approximations et prise en compte de variables concomitantes*. Thèse d'état, USTL, Montpellier : 242 p.
- TER BRAAK, C.J.F., 1986.— Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 5 : 1167-1179.
- TER BRAAK, C.J.F., 1988.— Partial canonical correspondence analysis. In : Bock H.H., *Classification and related methods of data analysis*, North-Holland : 551-558.
- THIOULOUSE, J. & CHESSEL, D., 1987.— Les analyses multitableaux en écologie factorielle. I. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta OEcolog., OEcolog. Gener.*, 8, 4 : 463-480.
- VERNEAUX, J., 1973.— *Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Besançon : 260 p.

## ORGANISATION ET DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION D'UNE ZONE HUMIDE, AMÉNAGEMENT ET UTILISATION AGRICOLE PENDANT LA PÉRIODE 1961-1989\*

Jacques HAURY

ENSA Botanique & INRA Ecologie hydrobiologique 65, Route de Saint Brieuc - 35042 Rennes cedex

### SUMMARY

(original scientific paper)

ORGANIZATION, VEGETATION DYNAMICS, MANAGEMENT AND AGRICULTURAL USES IN A WETLAND FROM 1961 TO 1989.

The vegetation of a little inland wetland (Étang de Saint Julien, Ille-et-Vilaine - Fig. 1), river-managed on 1982-1983, was studied with aerial view analysis, field cartography and phytosociological observations for the period 1961-1989.

The underuse of the area led to increase of bushes, it was obvious with relative cover of plant formations (TABLE I). Increase of the water level, due to lack of stream maintenance caused increasing submersions. River dredging permitted transient recover of arable fields and pastures, but after rainy summer, maize cropping was impossible, so most plots became pastures again. Phytosociological communities were mapped on 1981 and 1989 (Fig. 2). Aquatic formations were poorly developed, and a « contraction » of the usual scheme hydrophytes-helophytes-woody marsh was observed.

With multimensional analysis and literature data, 48 plant communities were listed (TABLE II).

The effects of management were mainly : regression of oligotrophic and dystrophic species or communities, increase or appearance of eutrophic ones, extension of aquatic communities all over aquatic areas, due to pond filling up with sediments.

Contrasted trophic status were pointed out. The consequences either of trophy or agricultural use on vegetation changes were discussed. Community successions patterns were distinguished. The interest of involving various methods and scales of study was emphasized for understanding wetland dynamics and managing these agro-ecosystems.

**KEY WORDS :** Wetland, vegetation, dynamics, management, agriculture.

### RÉSUMÉ

(travail original)

La végétation d'une petite zone humide continentale (Étang de Saint-Julien, Ille et Vilaine) aménagée en 1982-1983 a été étudiée par photointerprétation, cartographie in situ et relevés phytosociologiques sur la période 1961-1989. L'abandon progressif de la zone a déterminé un embroussaillage et la remontée de la nappe. Le curage du réseau hydrographique a permis la récupération de terres cultivables et de prairies. Des schémas évolutifs de la végétation, différenciés selon les conditions trophiques, et les conséquences des aménagements sur les groupements sont présentés. L'intérêt du croisement des méthodes et des échelles d'étude est souligné.

**MOTS CLÉS :** Zone humide, végétation, dynamique, aménagement, agriculture.

### INTRODUCTION

La végétation des zones humides continentales de Bretagne a fait l'objet de travaux récents (HAURY & PICHON, 1977 ; TOUFFET, 1982 ; LABAUME, 1985 ; CLEMENT & TOUFFET, 1988) mais son évolution naturelle et/ou provoquée est assez mal connue, notamment en cas d'usage agricole.

Sur une zone humide complexe soumise à un aménagement hydraulique, les structures spatiales des phytocénoses (approche synchronique) sont décrites, leur dynamique (étude diachronique) analysée et les conséquences des divers aménagements et pratiques agricoles mises en évidence.

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.I.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990.

## MILIEU ET MÉTHODES D'ÉTUDE

## LE MILIEU

La zone humide, d'une superficie d'environ 60 ha, est située en limite des communes de Renac et de Sainte-Marie de Redon (Ille-et-Vilaine) (Fig. 1). Elle résulte de la confluence de 3 ruisseaux avec la rivière Canut à l'amont d'une cluse. Au niveau de cette cluse, une digue retient un étang de faible superficie (moins de 5 ha). A l'amont, un marais correspond à des sols tourbeux près de l'étang, alluviaux dans la zone de confluence, interstratifiés de tourbes et horizons minéraux dans la partie médiane (HAURY & RIVIERE, 1982). Les eaux sont faiblement acides à moyennement basiques (pH : 6,4 à 7,6 - LABAUME, 1985), mésotrophes à eutrophes (résistivité en 1982 : 3890 à 6840 ohms-cm - Fig. 1).

Dans ce milieu envasé et sujet à de nombreuses embâcles, l'écoulement difficile des eaux avait provoqué une remontée de nappe à l'amont. Aussi des travaux d'hydraulique agricole ont été réalisés : curage des douves latérales en 1982 et recusement du Canut central en 1983.

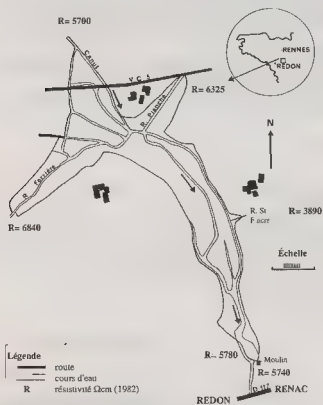


FIG. 1 — Localisation de la zone d'étude et du réseau hydrographique.

Localization of the study area and watercourses map

## LES MÉTHODES D'ÉTUDE

L'utilisation des photographies aériennes est assez délicate, compte-tenu de l'échelle des documents utilisés (1/30 000<sup>ème</sup> environ). Les boisements, les formations aquatiques (et l'eau libre) sont aisément identifiables ; les prairies et les marais à héliophytes sont difficiles à distinguer. Des photointerprétations ont été faites pour les années 1961, 1971, 1978, 1981, 1983, 1988.

Trois cartographies physiologiques de la végétation ont été réalisées sur le terrain : étés 1981 (HAURY & RIVIERE, 1982), 1985 (en collaboration avec P. LABAUME : LABAUME, 1985) et 1989. Simultanément, ainsi qu'en 1977 (HAURY & PICHON, 1977), des relevés phytosociologiques selon la méthode sigmatiste (GUINOCHE, 1973) ont été effectués.

Le suivi des opérations d'aménagement a débuté dès 1981 par des observations annuelles complétées par une enquête auprès des 3 exploitants utilisateurs de la zone.

L'utilisation d'outils complémentaires et d'échelles différentes a permis d'établir 4 descriptions de la végétation :

- les formations végétales (photointerprétation : 1/30 000<sup>ème</sup>),
- les communautés physiologiques (parcours de terrain et report sur documents cadastraux au 1/2 000<sup>ème</sup>),
- les groupements végétaux (relevés phytosociologiques selon un plan d'échantillonnage écologique qui correspond à des observations à chaque changement du tapis végétal, puis mise en évidence des syntaxons par analyses multidimensionnelles et recherche bibliographique),
- les distributions et fréquences spécifiques (parcours annuels).

## RÉSULTATS

Au total, 214 espèces vasculaires dont 28 hydrophytes, 74 héliophytes et 52 espèces hygrophiles ont été rencontrés lors de ces 12 années d'herborisation. On y trouve notamment une espèce protégée *Ranunculus lingua* (nomenclature de Flora europaea), des espèces peu fréquentes dans le Massif armoricain (selon des ABBAYES et al., 1971) : *Potentilla palustris*, *Leersia oryzoides* et *Myrica gale*, 11 espèces de Carex, 4 ptéridophytes hygrophiles dont *Osmunda regalis* et *Thelypteris palustris*, et des cyprès chauves (*Taxodium distichum*).

## LES AMÉNAGEMENTS ET LES COMMUNAUTÉS PHYSIOMIQUES

Une enquête sur l'évolution antérieure à 1961 montre la perte d'intérêt pour le marais et une absence d'entretien, malgré le maintien de systèmes traditionnels de polyculture-élevage.

TABLEAU II — Variations des pourcentages des formations végétales de la zone.

Changes of percentage cover of plant physionomical units in the area

| FORMATIONS                    | ANNÉES |      |      |      |      |      |      |  |  |  |
|-------------------------------|--------|------|------|------|------|------|------|--|--|--|
|                               | 1961   | 1971 | 1978 | 1981 | 1983 | 1985 | 1988 |  |  |  |
| Formations aquatiques         | 14     | 13   | 13   | 15   | 15   | 14   | 14   |  |  |  |
| Formations herbacées          | 63     | 60   | 57   | 58   | 48   | 50   | 54   |  |  |  |
| dont : - Hélophytes           | 57     | 43   | 41   | 27   | 22   | 27   | 22   |  |  |  |
| - Prairies humides            | 6      | 17   | 16   | 31   | 26   | 23   | 32   |  |  |  |
| Taillis et bois               | 18     | 25   | 26   | 23   | 26   | 21   | 22   |  |  |  |
| Plantations de peupliers      | 1      | 1    | 3    | 3    | 3    | 3    | 4    |  |  |  |
| Plantations de cyprès chauves | 1      | 1    | 2    | 2    | 2    | 2    | 2    |  |  |  |
| Cultures (sauf maïs)          | 3      | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    |  |  |  |
| Maïs                          | 0      | 0    | 0    | 0    | 0    | 11   | 4    |  |  |  |
| Remblais des travaux          | 0      | 0    | 0    | 0    | 6    | 0    | 0    |  |  |  |

\* : d après la carte de LABAUME (1985)

Les phases de l'évolution et de l'utilisation de la zone sont traduites par l'importance relative des formations végétales établie par photointerprétation (TABLEAU I).

De 1961 à 1981, ce désintérêt se prolonge; on remarque une forte proportion des formations herbacées (prairies humides et marais à hélophytes : entre 63 et 57 %), la progression des boisements au détriment des hélophytes, l'arrêt des cultures et la plantation de peupliers.

La double opération d'aménagement hydraulique crée des zones d'épandage des déblais de curage (jusqu'à 6 % de la surface en 1983).

De 1983 à 1986, les agriculteurs récupèrent des pâtures et des prairies au détriment des hélophytes, avec localement fauche, sursemis de trèfle et de ray-grass et écobuage la première année de reprise. Du maïs est cultivé en 1985 et 1986 (maximum de 11 % de la zone).

En 1987 et 1988, l'abandon du maïs dans les zones submersibles cantonne cette spéculation à la parcelle de la Planche (partiellement cultivée en 1961). Ces terres délaissées et des pâtures non utilisées sont rapidement recolonisées par une flore hygrophile prairiale à l'amont, hélophytique dans la partie médiane.

En 1989, la sécheresse de l'été entraîne des reprises de pâturage, un débroussaillage ou une fauche dans les zones normalement peu accessibles.

Affinant les photointerprétations, les cartes des communautés physionomiques (Fig. 2a et 2b) mettent en évidence divers phénomènes.

— Les ensembles aquatiques sont peu représentés; le groupement à *Rorippa amphibia* et *Oenanthe aquatica* est néanmoins bien développé en 1981.

— Les bois tourbeux et les saussaies se localisent sous forme d'îlots dans les hélophytes et de bandes près des cours d'eau et en bordure de la zone.

— Les formations d'hélophytes sont surtout représentées par des phragmites dans la partie médiane, des cariçaies sur la rive droite du Canut et à l'amont de la zone, et, dans cette partie amont, par une grande typhaie et d'importants groupements à *Sparganium erectum*.

— Les prairies humides regroupées à l'amont ou en limite de zone sont dominées par *Glyceria fluitans*, *Juncus acutiflorus* ou *J. effusus*.

— La répartition des groupements d'hélophytes et du taillis tourbeux manifeste une contraction du schéma classique : hydrophytes, puis hélophytes et enfin hygrophytes dont les arbres. Au sein du bois tourbeux, la strate d'hélophytes traduit la rapide colonisation par les ligneux qui ne laissent subsister qu'une frange de roseaux ou de laïches près de l'eau, voire s'implantent directement sur les vases dénudées.

## LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

Des analyses multidimensionnelles ont été réalisées à partir des relevés phytosociologiques de 1981 et de 1989. Il y a concordance des résultats des analyses factorielles des correspondances (A.F.C.) et des analyses en composantes principales (A.C.P.) où les variables quantitatives sont les coefficients d'abondance-dominance. Les résultats des A.F.C. sont présentés et les relations interspécifiques vérifiées par les matrices des corrélations des A.C.P.. Des classifications ascendantes hiérarchiques étaient les regroupements spécifiques.

Pour l'année 1981 (148 relevés, 102 espèces dont 81 en variables actives), le premier axe oppose la végétation aquatique aux autres formations végétales et le second, les prairies aux bois tourbeux et marais à hélophytes. Pour l'année 1989 (320 relevés, 147 espèces d'abord toutes en variables actives puis seulement 81 d'entre elles), les analyses donnent des résultats similaires, bien que les groupements soient moins bien individualisés. Les ensembles dégagés sont définis par les espèces dominantes et numérotés. Ils recourent partiellement les 48 groupements végétaux reconnus en fonction de la bibliographie (CORILLON, 1971; MERIAUX, 1978; BOURNERIAS, 1984; de FOUCAULT, 1984, ...), mais sans analyse phytosociologique précise. La liste de ces derniers suit la dénomination établie par CLEMENT et TOUFFET (1988), et leur fréquence est estimée pour 1981, 1985 et 1989 (TABLEAU II).

Les différentes partitions permettent de distinguer :

- (1) — les groupements aquatiques dystrophes (11), mésotrophes (12) ou eutrophes (13), et l'association sub-aquatique à *Rorippa amphibia* et *Oenanthe aquatica* (14),
- (2) — les douves à *Glyceria maxima* (21), *Scirpus lacustris* (22) et *Alpecurus gemiculatus*,
- (3) — les cariçaies (31 à 35) où se différencie un groupement à *Potentilla palustris* et *Carex rostrata* (35), les

TABLEAU II — Groupements reconnus sur la zone humide, selon la nomenclature de CLEMENT et TOUFFET (1988).  
*Plant communities found in the wetland, following the nomenclature from CLEMENT and TOUFFET (1988).*

| GROUPEMENTS                                                  | FREQUENCES/<br>BIOTOPES FAVORABLES |      |      | GROUPEMENTS                                                   | FREQUENCES/<br>BIOTOPES FAVORABLES |      |      |
|--------------------------------------------------------------|------------------------------------|------|------|---------------------------------------------------------------|------------------------------------|------|------|
|                                                              | 1981                               | 1985 | 1989 |                                                               | 1981                               | 1985 | 1989 |
| <b>1 GROUPEMENTS AQUATIQUES ET SUBAQUATIQUES à :</b>         |                                    |      |      | <b>6 PRAIRIES HUMIDES à :</b>                                 |                                    |      |      |
| 12 <i>Myriophyllum alterniflorum</i> et <i>Nymphaea alba</i> | r                                  | 0    | 0    | 52 <i>Iris pseudacorus</i>                                    | af                                 | af   | af   |
| 12 <i>Nuphar lutea</i> (seul)                                | f                                  | tf   | tf   | 51 <i>Juncus acutiflorus</i> et <i>Potentilla palustris</i>   | af                                 | af   | ar   |
| 13 <i>Ceratophyllum demersum</i>                             | 0                                  | f    | tf   | 62 <i>Juncus effusus</i> (et <i>J. acutiflorus</i> )          | af                                 | ar   | ar   |
| 13 <i>Sparganium emersum</i> et <i>Sagittaria sagitt.</i>    | r                                  | tf   | f    | 64 <i>Glyceria fluitans</i> (et <i>Sparganium erectum</i> )   | f                                  | af   | ar   |
| 13 <i>Hottonia palustris</i>                                 | r                                  | f    | tf   | 63 <i>Agrostis canina</i>                                     | ar                                 | af   | af   |
| 13 <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>                           | r                                  | af   | r    | 62 <i>Agrostis stolonifera</i> et <i>Juncus effusus</i>       | ar                                 | af   | tf   |
| 11 <i>Potamogeton polygonifolius</i> et <i>Hypericum el.</i> | af                                 | r    | tr   | <b>7 GROUPEMENTS RUDÉRO-NITROPHILES à :</b>                   |                                    |      |      |
| + faciès à <i>Scirpus fluitans</i>                           | r                                  | tr   | 0?   | - <i>Polygonum hydropiper</i> et <i>Bidens frondosa</i>       | ae                                 | af   | af   |
| 12 <i>Ranunculus pseudofluitans</i> et <i>Luronium nat.</i>  | r                                  | tf   | f    | - <i>Bidens cernua</i>                                        | tr                                 | ar   | ar   |
| (et <i>Apium inundatum</i> )                                 |                                    |      | tr   | - <i>Urtica dioica</i>                                        | tr                                 | ar   | af   |
| 13 <i>Callitriche spp.</i>                                   | r                                  | r    | r    | - <i>Calyptegia sepium</i>                                    | ar                                 | af   | ar   |
| 13 <i>Potamogeton pusillus</i>                               | 0                                  | 0    | tr   | 71 Mégaphorbiae à <i>Filipendula ulmaria</i> ,                | ar                                 | ar   | ar   |
| 13 <i>Elodea canadensis</i>                                  | af                                 | tf   | tf   | <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Calyptegia sepium</i> ,     |                                    |      |      |
| 13 <i>Lemna minor</i>                                        | af                                 | af   | af   | <i>Angelica sylvestris</i>                                    |                                    |      |      |
| <b>2, 3 et 5 GROUPEMENTS HÉLOPHYTIQUES à :</b>               |                                    |      |      | <b>4 TAILLIS ET FOURRÉS à :</b>                               |                                    |      |      |
| 14 <i>Rorippa amphibia</i> et <i>Oenanthe aquatica</i>       | af                                 | ar   | ar   | 41 <i>Myrica gale</i> (et <i>Osmunda regalis</i> )            | ar                                 | af   | tf   |
| 22 <i>Scirpus lacustris</i>                                  | ar                                 | r    | 0    | 43 <i>Saules</i> et <i>Myrica gale</i> (+ <i>Carex spp.</i> ) | tf                                 | tf   | tf   |
| 21 <i>Glyceria maxima</i>                                    | ar                                 | r    | af   | + <i>Sphagnum gr. plustre</i>                                 | 0                                  | 0    | tr   |
| 37 <i>Typha latifolia</i>                                    | f                                  | ar   | ar   | 42 <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Salix spp.</i>                |                                    |      |      |
| 36 <i>Phragmites australis</i>                               | f                                  | f    | f    | + <i>Osmunda regalis</i> (et <i>Frangula alnus</i> )          | f                                  | f    | f    |
| 31 <i>Carex paniculata</i>                                   | f                                  | f    | f    | + <i>Thelypteris palustris</i> et <i>Carex spp.</i>           | tf                                 | tf   | tf   |
| 32 <i>Carex elata</i>                                        | tf                                 | tf   | f    | + <i>Sphagnum gr. plustre</i> et <i>Betula pubescens</i>      | tr?                                | tr?  | tr   |
| 33 <i>Carex vesicaria</i>                                    | f                                  | af   | a    |                                                               |                                    |      |      |
| 34 <i>Carex riparia</i>                                      | af                                 | f    | t    |                                                               |                                    |      |      |
| 3? <i>Menyanthes trifoliata</i> (+ <i>Potentilla pal.</i> )  | r                                  | r    | r    |                                                               |                                    |      |      |
| 51 <i>Phalaris arundinacea</i>                               | af                                 | f    | tf   |                                                               |                                    |      |      |
| 52 <i>Sparganium erectum</i>                                 | af                                 | r    | r    |                                                               |                                    |      |      |
| 53 <i>Equisetum limosum</i>                                  | ar                                 | ar   | r    |                                                               |                                    |      |      |
| - <i>Eleocharis palustris</i> et <i>Leersia oryzoides</i>    | 0                                  | 0    | r    |                                                               |                                    |      |      |
| 35 <i>Carex rostrata</i> (et <i>Potentilla palustris</i> )   | f                                  | af   | af   |                                                               |                                    |      |      |

**Légende :** Les nombres correspondent aux ensembles mis en évidence par informatique.  
*Figures are those of informatic clusters.*

0 : absence ar : assez rare  
 0? : absence supposée af : assez fréquent  
 tr : très rare f : fréquent  
 r : rare tf : très fréquent

phragmitaies (36) plus ou moins liées à des fourrés à *Osmunda regalis* et *Myrica gale* (41) et à la typhaie (37), et un faciès à *Rumex hydrolapathum* (38),

(4) — les bois tourbeux dominés par l'aulnaie-sausaie à *Thelypteris palustris* et *Carex*, avec peu de *O. regalis* et pas de *M. gale* (42), avec un groupement de transition à *Saules* et *Myrica gale* (43),

(5) — la phalaridaie (51) regroupée avec les marais à *Sparganium erectum* et *Iris pseudacorus* (52), et avec les ensembles tourbeux à *Menyanthes trifoliata* et *Equisetum limosum* (53),

(6) — les prairies à *Juncus acutiflorus* (61), à *J. effusus* (62), à *Agrostis canina*, *Holcus lanatus* et *Cynosurus cristatus* (63), qui sont nettement distinctes des prairies à *Glyceria fluitans* (64),

(7) — des ensembles de transition : frênaie, mégaphorbiaies (71)...

Entre les 2 périodes, les interrelations spécifiques changent. Ainsi, entre *Myrica gale* et *Phragmites australis*

le coefficient de corrélation passe de + 0,19 en 1981 à + 0,28 en 1989. Entre *Phragmites australis* et *Phalaris arundinacea*, il est passé de - 0,11 à + 0,05. Ces changements de coefficients, bien que faibles, traduisent une colonisation active de *P. australis* par *M. gale* à l'aval et par *P. arundinacea* à l'amont.

## ÉVOLUTION DE LA FLORE ET DE LA VÉGÉTATION DE LA ZONE

Les modifications entre 1977-1981 et 1989, visibles sur les cartes physionomiques (Fig. 2a et b) affectent les groupements (Tableau II) mais aussi les espèces.

Les régressions ou disparitions concernent surtout des espèces inféodées à la qualité ou à la quantité d'eau.

— Les espèces oligotrophes ou mésotrophes des douves et de l'étang (*Myriophyllum alterniflorum*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton natans*) ont disparu peut-être en raison de l'accroissement de la trophie des eaux et, plus probablement, des perturbations dues aux travaux de curage.

— Les communautés d'espèces pionnières oligotrophes (ou oligodystrophes) et mésotrophes des mares et de leurs berges (*Scirpus fluitans*, *Baldellia ranunculoides*, *Utricularia neglecta*, *Potamogeton polygonifolius*, *Hypericum elodes*) ont été colonisées par les héliophytes ou éliminées par le piétinement.

— Les cariçaies à *Carex rostrata* et *Potentilla palustris* (oligo-dystrophes), et à *C. vesicaria* (mésotrophe) ont beaucoup régressé en raison de la colonisation par des héliophytes comme *Phalaris arundinacea*. Les cariçaies en touradons (*Caricetum paniculatae* et *Caricetum elatae*) ont un peu régressé suite aux travaux de débroussaillage, la seconde a en outre diminué au profit du *Phalaridetum* dans la zone médiane.

— Les groupements à grands héliophytes sociaux exigeants en eau ont fortement régressé : la phragmitaie est colonisée par *Myrica gale* à l'aval et par *Phalaris arundinacea* à l'amont, les groupements à *Sparganium erectum* et à *Rumex hydrolapathum* sont désormais très localisés. Les scirpaies à *Scirpus lacustris* ont disparu des microdépressions, de même que la typhaie de l'amont.

— Les prairies hygrophiles à *Glyceria fluitans* et tourbeuses à *Juncus acutiflorus* ont également diminué.

Les progressions temporaires correspondent à une phase de stabilisation après travaux.

— Le groupement à *Rorippa amphibia* et *Oenanthe aquatica* avait progressé en 1981 suite à l'abaissement du plan d'eau (en 1980) ; BAREAU (1983) avait constaté ce phénomène transitoire dans les Dombes.

— Le groupement à *Ranunculus pseudofluitans*, callitriches, *Luronium natans* et *Apium inundatum* (HAURY, 1985) avait proliféré après le curage, ce qui correspond à « une phase hydrophytes » décrite par DUTARTRE et GROSS (1982) dans le Sud-Ouest de la France.

Les progressions durables de phytocénoses et les apparitions d'espèces traduisent à la fois l'eutrophisation et l'assèchement.

L'eutrophisation est marquée par :

— la progression de groupements aquatiques méso-eutrophe (*Hottonietum palustris*) et eutrophes (*Sagittaria-Sparganietum emersi* et *Elodeetum*),

— l'apparition de deux espèces eutrophes : *Ceratophyllum demersum* (entre 1981 et 1985) et *Potamogeton pusillus* (après 1985),

— l'extension de groupements héliophytiques indicateurs de trophie élevée : cariçaie à *Carex riparia*, *Glycerietum maximae*, groupement à *Eleocharis palustris* et *Leersia oryzoides*, mégaphorbiaie nitrophile à *Filipendula ulmaria* et *Eupatorium cannabinum* localement envahie par *Urtica dioica*.

Les perturbations et l'assèchement ont favorisé :

— l'extension de la phalaridaie dans les zones remaniées et/ou fauchées de l'amont, et en bordure des cours d'eau (avec alors présence d'ortie),

— l'augmentation des prairies méso-hygrophiles à *Juncus effusus*, ce qui est à mettre en relation avec le pâturage en conditions humides,

— la progression des fourrés à *Myrica gale*, et de l'aulnaie-saussaie tourbeuse qui colonisent naturellement les héliophytes et tendent à former un boisement continu.

## INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

### AFFECTATION TYPOLOGIQUE DE LA ZONE ET DIFFÉRENCIATION FONCTIONNELLE

La coexistence d'espèces et de groupements d'écologie très différente est originale. Cette zone humide se rapproche du marais eutrophe : présence de 18 sur les 26 groupements méso-eutrophes et eutrophes du type décrit par CLEMENT (1986) et CLEMENT et TOUFFET (1988), mais avec des restes de groupements oligo-dystrophes (présence de 3 sur les 6 qui discriminent l'ensemble différenciel oligo-dystrophe). Toutefois, la présence de sphaignes et l'abondance de l'osmonde rappellent le type dystrophe de ces auteurs.

Compte-tenu de la diversité des séquences observées, différents fonctionnements trophiques et hydriques coexistent.

— Le drainage latéral sur la rive droite du marais maintient le milieu en conditions acides. Il permet la persistance des groupements oligotrophes et dystrophes et l'appartenance des sphaignes dans la saussaie. Il assure une alimentation en eau assez constante dans l'année des groupements tourbeux situés en contrebas (présence de quelques suintements).

— Le ruisseau de la Ferrière, aux eaux moyennement riches, n'entraîne pas une forte eutrophisation ; mais son surcreusement joue un rôle important dans l'assèchement des parcelles qu'il draine.

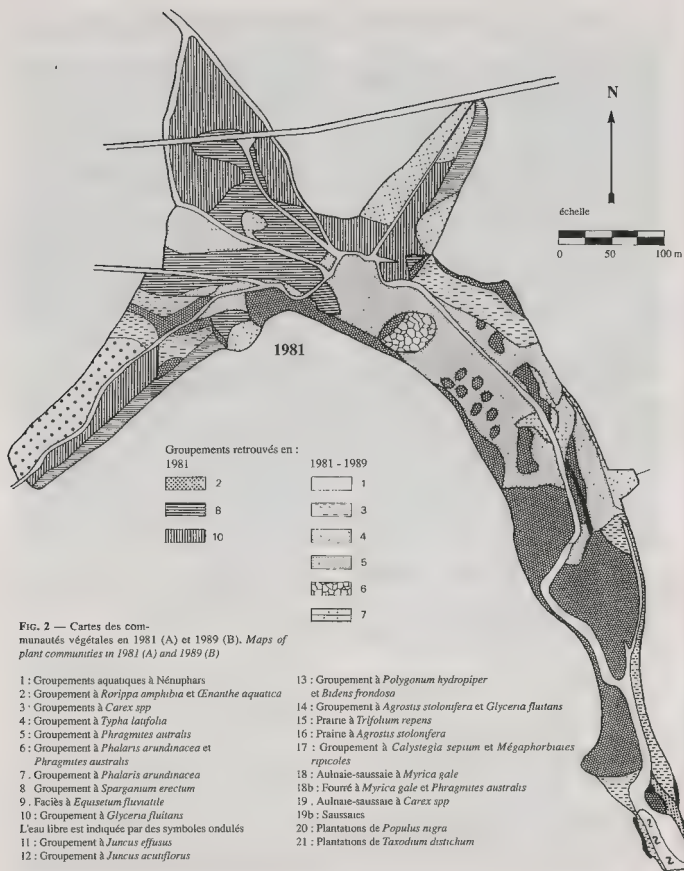
— Le Canut a un net effet eutrophisant, marqué par tous les groupements aquatiques et ripicoles.

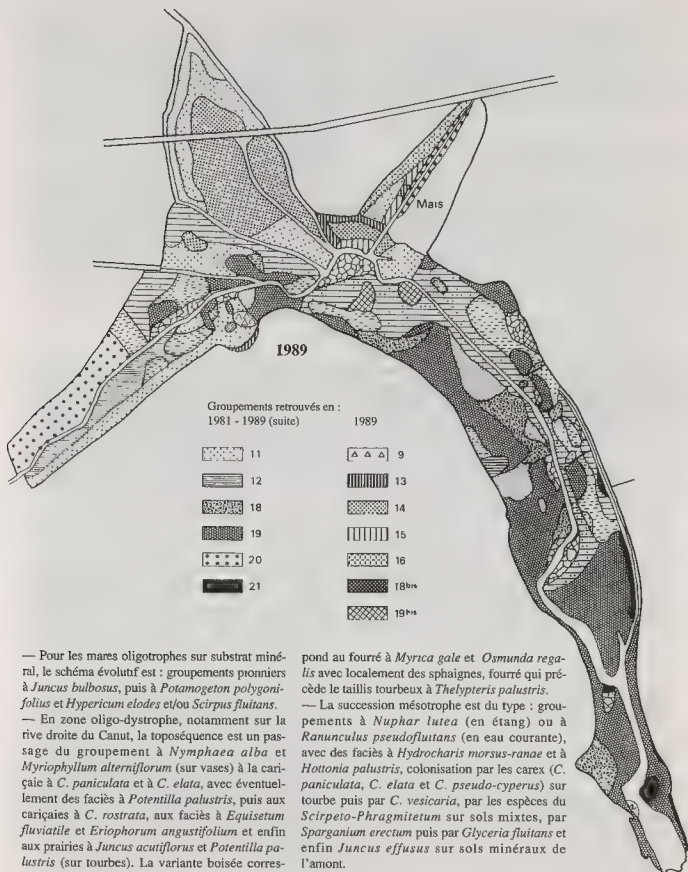
— Le ruisseau de Saint-Fiacre concourt à l'eutrophisation de l'aval.

— Les eaux de l'étang sont nettement eutrophes ; la baisse du niveau se traduit localement par une moindre influence hydrique et trophique sur les phytocénoses en situation topographique élevée : cas du groupement à sphaignes et bouleau pubescent qui témoignerait d'un processus d'acidification superficielle (BOURNERIAS, 1984)

### LES STRUCTURES DE LA ZONE HUMIDE : DISPARITÉ DE L'ÉVOLUTION

On peut artificiellement dissocier l'évolution « naturelle » (visible en 1981) des changements provoqués par les perturbations (carte de 1989). Plusieurs toposéquences et schémas évolutifs se distinguent selon les unités hydrologiques et trophiques et les milieux colonisés.





— Pour les mares oligotrophes sur substrat minéral, le schéma évolutif est : groupements pionniers à *Juncus bulbosus*, puis à *Potamogeton polygonifolius* et *Hypericum elodes* et/ou *Scirpus fluitans*.

— En zone oligo-dystrophe, notamment sur la rive droite du Canut, la toposéquence est un passage du groupement à *Nymphaea alba* et *Myriophyllum alterniflorum* (sur vases) à la cariçaie à *C. paniculata* et à *C. elata*, avec éventuellement des faciès à *Potentilla palustris*, puis aux cariçaies à *C. rostrata*, aux faciès à *Equisetum fluviatile* et *Eriophorum angustifolium* et enfin aux prairies à *Juncus acutiflorus* et *Potentilla palustris* (sur tourbes). La variante boisée corres-

pond au fourré à *Myrica gale* et *Osmunda regalis* avec localement des sphaignes, fourré qui précède le taillis tourbeux à *Thelypteris palustris*.

— La succession mésotrophe est du type : groupements à *Nuphar lutea* (en étang) ou à *Ranunculus pseudofluitans* (en eau courante), avec des faciès à *Hydrocharis morsus-ranae* et à *Hottonia palustris*, colonisation par les carex (*C. paniculata*, *C. elata* et *C. pseudo-cyperus*) sur tourbe puis par *C. vesicaria*, par les espèces du *Scirpeto-Phragmitetum* sur sols mixtes, par *Sparganium erectum* puis par *Glyceria fluitans* et enfin *Juncus effusus* sur sols minéraux de l'amont.

— La séquence eutrophe est caractérisée dans les douves par *Sparganium emersum* et *Sagittaria sagittifolia*, et par *Eloidea canadensis* et *Ceratophyllum demersum* dans l'étang; la cariçaie à *C. riparia*, les ourlets à *Phalaris arundinacea* et à *Glyceria maxima* caractérisent l'eutrophisation sur les zones atterries.

## L'ÉVOLUTION DU MARAIS : MISE EN VALEUR ET GESTION

La mise en valeur respecte les unités écologiques de la zone. Le maïs n'a été implanté que sur des sols minéraux jadis cultivés et où la végétation témoignait d'une moindre submersion (zones à joncs). Les autres sols minéraux sont exploités en prairies naturelles ou en peupleraies. Les sols alluvio-tourbeux ont permis la constitution de quelques pâtures. Les sols tourbeux de l'aval, colonisés par les bois, ne sont pas utilisés.

Les fonctions de cette zone dans les systèmes de production des 3 exploitations concernées sont diverses. La parcelle emblavée en maïs (rotation triennale maïs-maïs-ray-grass) est intégrée dans la sole fourragère. Les prairies de l'amont sont pâturées une grande partie de l'année par des génisses. Le marais le plus « mouillé » constitue un espace de réserve qui est utilisé les années les plus sèches. Dans ce cas l'entretien pratiqué est irrégulier et consiste uniquement en une pâture et une fauche des refus.

En somme, l'agriculture a contribué à ouvrir le milieu, jadis impénétrable et à remplacer certaines communautés de grands héliophytes sociaux ou de cariçaies par des prairies hygrophiles, notamment grâce à la fauche. Les agriculteurs n'utilisent pas d'engrais et de pesticides sur la zone, hormis une faible fertilisation du maïs (60 unités d'azote par hectare) et l'emploi raisonné d'atrazine.

Le devenir de la zone humide et la pérennité de l'aménagement dépendront des pratiques agricoles et de l'intensité des recalibrages qui contribuent de façon importante au comblement de l'étang à l'aval. L'ouverture du tapis végétal conditionne le maintien de certaines espèces comme *Ranunculus lingua*. La protection patrimoniale de cette zone humide passe par la mise en évidence de ses intérêts esthétique, paysager, scientifique et pédagogique. Elle pourrait faire l'objet d'un « sentier de découverte » dans le cadre d'un aménagement communal.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Le croisement des méthodes d'étude a fourni des résultats complémentaires et servi à vérifier par l'approche diachronique certaines hypothèses élaborées lors d'une analyse synchronique des communautés végétales. La photo-interprétation a permis de replacer la séquence

étudiée de façon fine dans une période plus longue, montrant l'accélération de l'évolution causée par l'aménagement. La mise en oeuvre des analyses multidimensionnelles amène à justifier les schémas évolutifs observés en prenant en compte la majorité des espèces rencontrées. La phytosociologie permet de se référer à la bibliographie pour élaborer un diagnostic de l'état du milieu. Les schémas évolutifs proposés sont assez originaux et la coexistence de sous-systèmes divers est un des intérêts majeurs de cette zone humide.

De telles études de suivi de la végétation à des pas de temps différents sont nécessaires pour comprendre les modalités des changements des phytocénoses. L'analyse des étapes intermédiaires, témoins des phénomènes de régulation et de cicatrisation étant indispensable, il serait souhaitable de multiplier les « observatoires du changement écologique » et d'effectuer des suivis réels sur des longues périodes.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABBAYES, H. (Des), CLAUTRES, G., CORILLION, R., DUPONT, P., 1971.— *Flore et végétation du Massif armoricain. 1 - Flore vasculaire*. Pres. univ. Bretagne, Saint Briec : 1226 p.
- BAREAU, H., (1981) 1983.— Etude de quelques groupements végétaux liés aux étangs des Dombes (Ann). *Coll. Phytosociol.* 10 : 213-236
- BOURNERIAS, M., 1984.— *Guide des groupements végétaux de la région parisienne* (3ème éd.). S.E.D.E.S., Paris : 483 p.
- CLEMENT, B., 1986.— *Typologie des zones humides de Bretagne - Recherche de bio-indicateurs*. Lab. Ecol. vég. Univ. Rennes : 151 p.
- CLEMENT, B. & TOUFFET, J., 1988.— Typologie et diagnostic phytocologique des zones humides de Bretagne. *Coll. Phytosociol.* 15 : 317-348 + Tbx H.T.
- CORILLION, R., 1971.— *Notice détaillée des feuilles armoricaines*. C.N.R.S., Paris : 197 p.
- DUTARTRE, A., GROSS, F., 1982.— Evolution des végétaux aquatiques dans les cours d'eau recalibrés (Exemples pris dans le sud-ouest de la France). In : SYMOENS, J.J., HOOPER, S.S., COMPERE, P. (Eds) : *Studies on aquatic vascular plants* : 394-397. Soc. roy. Bot. Belgique, Bruxelles.
- FOUCAULT, B. (De), 1984.— *Systématique, structuralisme et sysnysématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse. Dr. Sci., Univ. Rouen : 675 p + txb.
- GUINOCHET, M., 1973.— *Phytosociologie*. Masson, Paris : 228 p.
- HAURY, J., 1985.— *Etude écologique des macrophytes sur Scorff (Bretagne-Sud)*. Thèse Doct. Ing. Ecol. Univ. Rennes : 243 p.
- HAURY, J. & FICHON, B., 1977.— *Contribution à l'étude des zones humides de Bretagne*. Mém. D.A.A. ENSA Rennes, Lab. Ecol. vég. Univ. Rennes : 165 p.
- HAURY, J. & RIVIERE, J.M., 1982.— *Etude d'impact en vue du recalibrage du Canut à la traversée de l'Etang de saint-Julien (Remembrement de Renac)*. ENSA Rennes : 55 p. + 2 cartes.
- LABAUME, P., 1985.— *Les zones humides en Bretagne*. Mém. D.A.A. ENSA Rennes et Univ. Rennes, 67 p.
- MERIAUX, J.L., 1978.— Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et de marais du Nord de la France. *Doc. Phytosociol.* 3 : 1-244
- TOUFFET, J., 1982.— Contribution à l'étude des zones humides de Bretagne. *Bull. Ecol.* 13 (4) : 329-338.

## LE MACROBENTHOS D'UN FLEUVE ET SON MILIEU : INTERACTIONS SPATIO-TEMPORELLES A L'ÉCHELLE D'UNE STATION\*

Henri TACHET<sup>(1)</sup>, Michel BOURNAUD<sup>(1)</sup>, Alain BERLY<sup>(2)</sup>, Bernard CELLOT<sup>(1)</sup>

<sup>(1)</sup> Université Claude Bernard LYON I-URA CNRS 367, 43 Boulevard du 11 novembre 1918  
« Ecologie des eaux douces », 69622 Villeurbanne cedex

<sup>(2)</sup> Société Aquascop - Ingénierie des ressources naturelles - Technopôle Belle Beille - 49066 Angers cedex

### SUMMARY

(original scientific paper)

THE MACROBENTHOS IN ITS ENVIRONMENT : SPATIO-TEMPORAL INTERACTIONS IN A STATION OF A LARGE RIVER.

The macroinvertebrates were sampled at a site, 27 km upstream of Lyon, by means of a Rallier du Baty dredge. The samples were taken from 9 points across the river, at 9 dates over one year (1982). Each sample contains an average of 6-7 liter of sediments (sand, gravel, cobbles) in which organic particles (POM) and chlorophyll *a* are measured and macroinvertebrates are sorted and identified. At each point and date, depth and current velocity are also measured.

The spatio-temporal changes are identified and described separately, for the 9 environmental variables and for the faunal ones (110 taxa). This is done by means of between-space and between-time analyses - principal component analysis for the biotope and correspondence analysis for the fauna. The ordination scores (F1, F2, etc.) of these analyses are considered as synthetic functions which summarize the changes of the environment and fauna in space and time. The temporal changes of these ordination scores at the 9 points summarize the spatio-temporal interactions. They are obtained by projection of the temporal data onto the between-space structure. Afterwards the spatio-temporal faunal structures are graphically superposed on the environmental ones, in order to bring out the fauna-environment relations.

The main variations are spatial for the environment (transversal asymmetry of the channel) and temporal (season) for the fauna. But the best correspondence between environment and fauna is spatial, by the transversal asymmetry, and permanent. After that, the main temporal features are the originality of the spring low water period. Finally, the originality of the central part of the channel and of some of the points which may receive fine elements are elements of spatio-temporal interaction.

In this way we have demonstrated the hierarchy of the relative importance of the spatio-temporal elements in the site of the Rhone river and situated the interactions.

**KEY WORDS** : Macroinvertebrates, potamon, Rhône river, dredge, spatio-temporal structure, correspondance analysis, principal component analysis, between-class.

### RÉSUMÉ

(travail original)

Les macroinvertébrés ont été échantillonnés par dragage dans une station du Rhône durant une année. 9 variables mésologiques ont été mesurées lors de chaque prélèvement. Les variations spatiales et temporelles sont identifiées et décrites séparément, aussi bien pour les variables mésologiques que pour les variables faunistiques (110 taxa), au moyen d'analyses inter-espace et inter-temps - analyse en composantes principales normée pour le milieu et analyse des correspondances pour la faune. Les variations temporelles du transect résument les interactions spatio-temporelles. Elles sont obtenues par projection des données temporelles sur la structure inter-espace. Les structures faunistiques spatio-temporelles sont superposées graphiquement aux structures mésologiques, afin de mettre en évidence les relations faune-milieu. L'asymétrie transversale de la station, l'originalité de la partie centrale du chenal, puis de certains points riches en éléments fins sont les caractéristiques spatiales majeures. L'évolution faunistique saisonnière, puis l'originalité de l'étiage printanier sont les éléments temporels dominants. Nous avons pu ainsi hiérarchiser l'importance relative des éléments spatio-temporels et situer les interactions.

**MOTS CLÉS** : Macroinvertébrés, potamon, Rhône, dragage, structures spatio-temporelles, analyse des correspondances, analyse en composantes principales, inter-classes.

## INTRODUCTION

L'étude du fonctionnement des écosystèmes lotiques de l'eupotamon basée sur les descripteurs faunistiques macroinvertébrés a été largement développée sur le Haut Rhône. Les prélèvements ont été essentiellement effectués à l'aide du benthomètre (adaptation du cylindre de Hess) (GASCHIGNARD *et al.*, 1983), des substrats artificiels (BOURNAUD *et al.*, 1987), des filets à dérive (CELLOT & BOURNAUD, 1988 ; CELLOT, 1989), des pièges lumineux (USSEGLIO-POLATERA & BOURNAUD, 1989) ou de techniques diverses pour les prélèvements de microhabitats des rives aquatiques (BOURNAUD & COGERINO, 1986 ; COGERINO, 1989). Toutes ces investigations n'avaient pas encore porté systématiquement sur le fond du Rhône lui-même, fond constitué par un pavage de galets et de graviers apparemment assez uniforme (CELLOT & BOURNAUD, 1986). Les difficultés d'accès directs dans ce milieu profond et à courant rapide (au moins 1m/s) obligent à adapter une méthode de prélèvements bien connue par ailleurs, en l'occurrence le dragage. Cette technique avait d'abord été utilisée dans une partie court-circuitée du Rhône moins profonde, le « canal de Minbel » (GASCHIGNARD-FOSSATI, 1986). Le présent travail montre l'essentiel des changements faunistiques et mésologiques qui s'opèrent sur ces fonds de galets, dans l'espace de la station (un chenal large de 160 m) et dans le temps saisonnier d'une année.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

## LES DONNÉES

La station étudiée est située sur le Rhône, 27 km en amont de Lyon, dans la zone d'influence du barrage de régulation de Jons, à l'aval de l'embouchure de l'Ain. Ce secteur du Rhône est assez représentatif du Haut Rhône français avant les perturbations qui affectent ce fleuve à l'aval de Lyon.

Le plan d'échantillonnage permet d'évaluer les changements dans l'espace de la station, en plaçant les 9 points de relevés de manière à inventorier les bords droit (3 points D) et gauche (3 points G) du chenal ainsi que la partie centrale de celui-ci (3 points C disposés en transect oblique). Les changements temporels sont suivis au moyen de 9 visites de ces 9 points ; lors de deux de ces visites (17.6 et 22.7.82), deux prélèvements ont été effectués à chaque point (TABLEAU I). Le nombre total de prélèvements est donc de 99.

La drague utilisée pour les prélèvements est de section circulaire (type Rallier du Baty). Elle est munie d'une chaîne et d'une corde de 25 m qui lui permettent d'accrocher tangentiellement le fond et de prélever les sédiments avec les invertébrés associés. Au cours d'essais préliminaires effectués dans un secteur accessible (BERLY, 1989),

TABLEAU I — Echantillonnage temporel et variables globales.  
*Temporal sampling and global variables*

n : nombre de prélèvements - *Numbers of samples.*

T : température de l'eau (°C) à la date des prélèvements - *Water temperature (°C) at the time of the samples*

D : débit moyen de la semaine du prélèvement (m<sup>3</sup>/s) - *Mean discharge during the week of the samples (m<sup>3</sup>/s).*

|   | Date     | n     | T    | D    |
|---|----------|-------|------|------|
| 1 | 30.10.81 | 9     | 10,5 | 774  |
| 2 | 13.01.82 | 9     | 7,0  | 1474 |
| 3 | 18.02.82 | 9     | 8,0  | 487  |
| 4 | 12.03.82 | 9     | 9,0  | 400  |
| 5 | 14.04.82 | 9     | 10,5 | 567  |
| 6 | 13.05.82 | 9     | 15,5 | 491  |
| 7 | 17.06.82 | 2 X 9 | 15,0 | 796  |
| 8 | 22.07.82 | 2 X 9 | 22,5 | 623  |
| 9 | 08.09.82 | 9     | 17,0 | 609  |

la surface et l'épaisseur du sédiment prélevé ont été évaluées à respectivement 0,1 m<sup>2</sup> et 10 cm.

Un prélèvement contient en moyenne 6,7 litres de sédiments (maximum 10 litres), constitués d'une fraction minérale (sables, graviers, galets) dont on établit la distribution granulométrique et d'une fraction organique. Cette dernière contient des particules inertes et des éléments vivants, les algues benthiques et les invertébrés. Seuls les macroinvertébrés (taille supérieure à 0,5 mm) sont retirés des sédiments, triés et identifiés à l'espèce (sauf, en règle générale, les Oligochètes et les Diptères).

Le profil granulométrique est établi en pourcentages de poids des différentes classes granulométriques. Les particules organiques sont séparées en quatre catégories de taille (TABLEAU II) et pesées en poids sec (mg par litre de sédiments). La quantité d'algues (essentiellement épiphytiques) est évaluée globalement par la quantité de chlorophylle a de l'eau de lavage du prélèvement. La profondeur

TABLEAU II — Variables mésologiques affectées à un prélèvement.  
*Environmental variables of one sample.*

|                                                                         | Code | n° |
|-------------------------------------------------------------------------|------|----|
| - Profil granulométrique en %                                           |      |    |
| Variables granulométriques synthétiques (F1 et F2 d'une ACP sur profil) |      |    |
| F1 = gradient cailloux-graviers                                         | g1   | 1  |
| F2 = sables fins                                                        | g2   | 2  |
| - Débris organiques (poids secs en mg/litre de sédiment)                |      |    |
| Particules ligneuses Ø > 4 mm                                           | Bo   | 3  |
| Particules autres Ø > 4 mm                                              | >4   | 4  |
| Particules Ø 1-4 mm                                                     | 14   | 5  |
| Particules Ø < 1 mm                                                     | <1   | 6  |
| - Chlorophylle a mg/litre d'eau de lavage                               | Ch   | 7  |
| - Profondeur en cm                                                      | Pr   | 8  |
| - Vitesse du courant en cm/s à 10 cm au dessus du fond                  | Vi   | 9  |

est mesurée, ainsi que la vitesse du courant à 10 cm au-dessus du fond, au moyen d'un moulinet Neyrtec (TABLEAU II).

### L'ANALYSE DES DONNÉES

La complexité de la variable granulométrique pose un problème d'expression résolu par GASCHIGNARD et EL HAMDI (1984). Suivant la méthodologie de ces auteurs, les 99 profils granulométriques sont traités par ACP sur profils, ce qui permet ici de réduire l'information granulométrique aux deux premiers facteurs de cette analyse : F1 et F2 granulométrique (appelés ici g1 et g2). g1 croît suivant un gradient le long duquel la proportion des gros cailloux (32-64 mm) diminue et celle de tous les graviers et des sables grossiers (1 à 10 mm) augmente. La granulométrie est donc de plus en plus fine lorsque g1 croît. Lorsque le prélèvement est très riche en sables fins (0,2-1 mm) g2 est élevé.

Le problème posé est de détecter et d'analyser les changements mésologiques et faunistiques dans l'espace des 9 points de la station et dans le temps des 9 dates de relevés avec interaction possible entre les deux. La multiplicité des variables, 9 variables mésologiques et surtout 110 variables faunistiques (les 110 taxa de macroinvertébrés), rend difficile ce travail sans une synthèse de cette information. Cette synthèse est possible en remplaçant l'ensemble des variables mesurées par un petit nombre de variables les représentant, ce qui est obtenu en utilisant les facteurs des analyses multivariées, ACP normée sur les variables mésologiques (CARREL *et al.*, 1986) et AFC sur les variables faunistiques (CELLOT & BOURNAUD, 1988). L'examen des variations de ces codages mésologiques ou faunistiques en fonction du temps ou de l'espace est un excellent moyen de détection et de description des changements (BACHACOU & CHESSEL, 1979 ; WHITTAKER *et al.*, 1979 ; CELLOT & BOURNAUD, 1988 ; USSEGLIO-POLATERA & BOURNAUD, 1989).

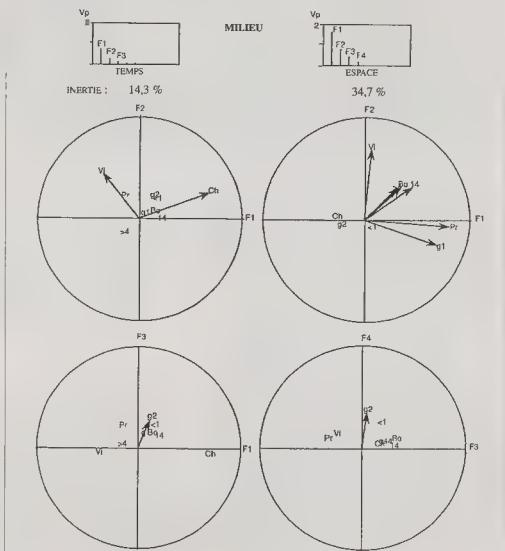


FIG. 1 — ACP normée inter-temps et inter-espace sur 9 variables benthiques (code TABLEAU II) : répartition (encadrés) et pourcentage des inerties, cercles des corrélations variables-facteurs. Vp : valeurs propres

Between time and between space principal component, analyses on 9 benthic variables (code cf TABLE II). Boxes : distribution of inertia by factor (Vp : eigen values). Correlation circles between variables and factors.

Dans le cas présent, si on analyse le tableau des données dans son ensemble, l'interaction spatio-temporelle ou la prééminence d'un des deux effets risque de rendre difficile la détection ou la représentation de l'autre (par exemple chez les invertébrés, les fortes variations saisonnières risquent de masquer de faibles différences spatiales). Les analyses inter-classes, ACP normée pour les variables mésologiques et AFC pour les variables faunistiques, permettent alors de décrire un effet en ignorant l'autre (DOLEDEC & CHESSEL, 1989). Nous utiliserons donc ici les analyses inter-espace qui mettront en évidence les différences inter-points et les analyses inter-temps qui mettront en évidence les différences inter-dates. Puis on examinera les interactions par projection en éléments supplémentaires des points sur le plan inter-temps et des dates sur le plan inter-espace (stratégie BENZECRI), afin de mettre en évidence respectivement des différences spatiales dans l'évolution saisonnière et des variations temporelles dans la structure spatiale.

## RÉSULTATS

### LES CHANGEMENTS DANS LE MILIEU BENTHIQUE DU RHONE

Les 9 variables mésologiques mesurées en chaque point lors de chaque relevé figurent sur le tableau II. Le nombre de variables impliquées dans la structure spatiale est plus important que dans la structure temporelle (FIG. 1) : l'inertie de l'ACP inter-espace atteint en effet 34,7 % de l'inertie totale contre 14,8 % pour l'ACP inter-temps. La chlorophylle *a* (Ch) et la vitesse du courant (Vi) sont impliquées dans les variations temporelles, tandis que ce sont la profondeur (Pr), les particules organiques de diamètre > 1 mm (Bo > 1,14) et de nouveau la vitesse du courant qui jouent les rôles prépondérants dans l'hétérogénéité spatiale (FIG. 1).

### Évolution temporelle

L'analyse de l'évolution saisonnière des 3 premiers facteurs de l'ACP inter-temps (FIG. 2) montre que ces 3 variables représentent les « composantes temporelles principales » des 9 variables benthiques mesurées (FIG. 1). Les conditions écologiques printanières, avec un fort développement algal représenté par l'abondance de la chlorophylle *a*, coïncident avec l'étiage et des vitesses de courant faibles (FIG. 2). Cette opposition est bien résumée par F1. Les périodes de hautes eaux (vitesses élevées, profondeurs plus grandes) sont plus spécialement mises en évidence par F2, en particulier la forte crue de janvier 1982 (FIG. 2). F3 représente les petites variations granulométriques, en particulier l'apparition d'éléments plus fins (particules < 1 mm et sables fins représentés par g2) en mai (FIG. 2). En fait, l'influence prépondérante du débit sur toutes les

variables benthiques fait que F1 (avec 55,8 % d'inertie) représente l'essentiel des changements sur la période étudiée. Il est à remarquer enfin que la température, avec son augmentation régulière de janvier à juillet, ne semble pas influencer directement les variables benthiques.

### L'hétérogénéité spatiale de la station

Les 4 premiers facteurs de l'ACP inter-espace résument les différences benthiques observées dans l'espace des 9 points de la station (FIG. 1). Leur représentation sous forme de transects gauche-droite est confrontée à celle des 9 variables benthiques (FIG. 3). L'hétérogénéité principale (F1) est une asymétrie transversale du chenal, depuis la rive gauche profonde (Pr) et à sédiments graveleux (g1) jusqu'à la rive droite peu profonde, à sédiments pierreux et pauvre en particules organiques de toutes tailles. L'originalité du centre du chenal apparaît sur F2, avec une vitesse de courant (Vi) plus forte. Les facteurs F3 et F4 attirent l'attention sur des points particuliers : C1, le plus

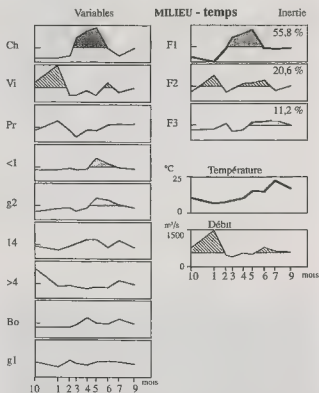


FIG. 2 — Evolution saisonnière des 9 variables benthiques mesurées (code Tableau II) et son résumé par les 3 premiers facteurs de l'ACP inter-temps (F1, F2, F3). Température et débit hebdomadaire sont deux variables stationnelles.

Seasonal changes of the 9 benthic variables represented by the first three factors of the between-time principal component analysis. The temperature and the weekly discharge are two station variables.

riche en particules (> 1 mm) et brindilles, et G3 et D3 plus riches en éléments fins (sables G2 et particules organiques  $\phi < 1$  mm).

L'asymétrie du chenal (F1), avec 51,9 % d'inertie, et l'originalité de sa partie centrale (F2), avec 26,1 %, sont les descripteurs spatiaux principaux de l'hétérogénéité de la station.

### Interaction spatio-temporelle

On peut vérifier que l'évolution temporelle est bien la même dans les 9 points de la station. Il faut examiner également si les structures spatiales définies ci-dessus sont permanentes. Les interactions possibles sont mises en évidence par les déformations temporelles des transects des quatre facteurs de l'ACP inter-espace (Fig. 4).

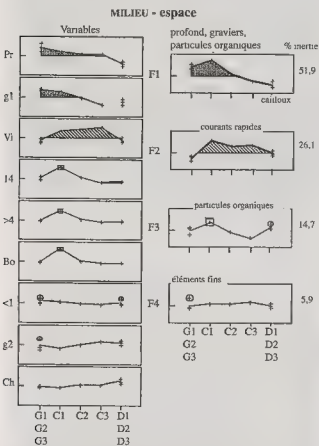


FIG. 4 — Interactions spatio-temporelles dans le milieu benthique : évolution temporelle des 4 facteurs (F1, F2, F3 et F4) de l'ACP inter-espace sur un transect gauche-droite dans le chenal (G1 à 3, C1, C2, C3 et D1 à 3), par projection en supplémentaire des éléments de chaque date. G1 à 3, C1, C2, C3, D1 à 3 : points de dragage. Cercles : points particuliers.

Spatio-temporal interactions in the benthic environment : temporal changes in the four factors of the between-space principal components analysis in a left right transect in the channel, supplementary projections of the elements of each date

G1 to 3, C1, D1 to 3 : dredging points Circles : particular points

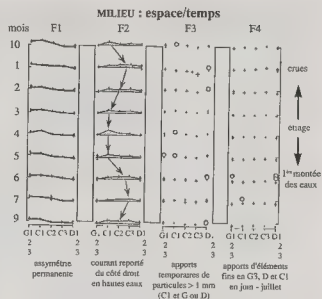


FIG. 3 — Profils transversaux des 9 points de la station : 9 variables benthiques (code TABLE II) et leur résumé par les 4 premiers facteurs de l'ACP inter-espace.

G1 à 3, C1, C2, C3, D1 à 3 : points de dragage gauches, centraux et droits. Les points entourés sont les points remarquables.

Transversal profiles of the 9 points of the station : 9 benthic variables (code cf. TABLE II) represented by the first 4 factors of the between space principal component analysis  
G1 to 3, C1, D1 to 3 : left, central and right dredging points Circles : points to be noticed.

L'asymétrie transversale du chenal (F1) est permanente (profondeur et granulométrie essentiellement). L'originalité de la partie centrale (F2) n'est pas toujours maximale en C1, mais se transfère sur C3, du côté droit, en périodes de hautes eaux (janvier et juin-juillet). L'originalité temporaire de certains points apparaît clairement sur F3 et F4. Sur F3, on remarque les apports de particules organiques (> 1 mm) et brindilles en C1 (octobre et avril), mais aussi plus souvent sur les côtés droits ou gauches. Les éléments fins (F4) sont en fait des apports accidentels en juin en G3 et D3 et juillet en C1 au moment des premières remontées des eaux après l'étiage.

En conclusion les changements benthiques temporels sont essentiellement dus à l'interaction de facteurs saisonniers et du débit (Fig. 2). L'hétérogénéité spatiale dans le chenal est caractérisée par une asymétrie transversale, le côté droit étant moins profond, plus pierreux et moins riche en débris organiques, à laquelle se superpose un flux hydraulique plus intense dans la partie centrale (Fig. 3). L'évolution du débit apparaît donc comme responsable des variations dans cette structure, notamment par des changements dans les zones de maximum de flux et par des apports localisés et temporaires d'éléments fins, minéraux ou organiques (Fig. 4).

# LES MACROINVERTEBRÉS : CHANGEMENTS FAUNISTIQUES SPATIO-TEMPORELS ET LEUR RELATION AVEC CEUX DU MILIEU

Les 670,4 litres de sédiments prélevés, correspondant à environ 6,7 m<sup>2</sup> de benthos, ont fourni 134 180 macroinvertébrés, répartis en 110 *taxa*, dont 82 sont identifiés à l'épèce (TABLEAU III). La densité moyenne est de 200,2 individus par litre de sédiment, soit environ 20 000 individus par m<sup>2</sup> de fond, mais les variations temporelles sont considérables : la densité moyenne sur le transect varie de 740 en janvier à 126 371 en mai. La richesse taxonomique et l'abondance varient également beaucoup suivant les prélèvements, respectivement de 1 à 52 *taxa* et de 2 à 7783 individus. La faune est dominée pour plus des deux tiers par les Gammarus et les Oligochètes mais les groupes bons descripteurs (Trichoptères, Ephéméroptères, Coléoptères et Mollusques) sont très diversifiés en espèces (TABLEAU III).

Le tableau faunistique, réduit aux 76 *taxa* apparaissant dans au moins 3 relevés sur les 99 effectués, a été traité par une AFC inter-temps et une AFC inter-espace.

Ici les variations temporelles saisonnières sont plus importantes (26,0 % de l'inertie totale) que l'hétérogénéité spatiale entre les 9 points de la station (seulement 15,2 % de l'inertie totale). C'est une situation habituellement rencontrée dans l'étude des macroinvertébrés (PERRIN & ROUX, 1978 ; CELLOT & BOURNAUD, 1988). Suivant la même disposition que pour le milieu, les variations temporelles et spatiales des 3 premiers facteurs de ces analyses, qui expliquent au moins les 3/4 de l'inertie spatiale sont représentées sur la figure 5. Afin de suggérer les relations

avec les changements mésologiques, les courbes synthétiques représentant les variations mésologiques sont superposées en traits fins, soit, pour le temps, la température de l'eau (T), le F1 milieu (F1m) et la vitesse du courant (Vi) et, pour l'espace, les F1, F2 et F3 milieu (F1m, F2m, F3m).

**Du point de vue temporel** (FIG. 5a), le fait le plus marquant est l'évolution régulière de janvier à septembre (F1). Cette évolution faunistique est tout à fait parallèle à celle de la température de l'eau. En effet beaucoup de taxons croissent ainsi régulièrement en nombre durant cette période (*Gammarus*, *Hydropsyche modesta* par exemple) du fait notamment de l'apparition des jeunes stades (*Psychomyia pusilla*). Au contraire quelques taxons plus abondants en hiver décroissent (*Rhithrogena sp.*). L'originalité faunistique printanière apparaît ensuite (F2), avec la prolifération (*Hydra*) ou l'apparition saisonnière (*Ephemerella ignita*) de certains taxons. Ce phénomène coïncide avec la période d'étiage et de développement algal (F1m inter temps milieu, FIG. 2). Enfin deux périodes apparaissent comme faunistiquement différentes sur F3 : octobre-janvier d'abord, puis juin-juillet. La première correspond aux fortes crues hivernales, la deuxième fait suite aux premières montées des eaux après étiage (FIG. 2). On voit que les conséquences faunistiques résumées sur F3 sont aussi grandes en juin qu'en janvier et se prolongent même au-delà de la faible variation hydrologique de juin. Les conséquences faunistiques des premières montées des eaux après étiage ont déjà été soulignées dans cette même station (CELLOT & BOURNAUD, 1986).

L'étude de l'interaction avec l'espace montre que tous ces phénomènes temporels sont communs aux 9 points étudiés.

**Du point de vue spatial** (FIG. 5a) le phénomène faunistique majeur est une asymétrie transversale du chenal, qui se superpose parfaitement à l'asymétrie mésologique (profondeur, granulométrie, particules organiques) mesurée par le facteur synthétique F1m. Cette asymétrie est le plus souvent quantitative : 59 *taxa* sont plus abondants sur la partie droite caillouteuse et seulement 10 (essentiellement des Diptères, comme *Hemerodromia*) sur la partie gauche graveleuse et organique. Cette asymétrie est permanente (FIG. 6, F1). Les originalités faunistiques des points C1 et D3 apparaissent dès F2 en relation avec la présence de taxons comme le Diptère *Psychoda* ou le Mollusque *Valvata cristata*. Ces particularités ponctuelles détaillées dans le temps sur la figure 6, coïncident avec les apports de particules fines signalées plus haut en F3 milieu (FIG. 4). Enfin l'originalité faunistique du centre du chenal (surtout C2 et C3) apparaît sur F3 (FIG. 5a). Les espèces pétricoles déjà présentes dans la partie droite (*Rhithrogena*) sont aussi abondantes dans cette partie centrale. D'autres sont absentes, car elles ne s'éloignent jamais beaucoup des rives plus stables (*Dreissena polymorpha*). Cette faune du centre du chenal tend à se déplacer

**TABEAU III** — Les macroinvertébrés de la station : répartition taxonomique.

*The macroinvertebrates of the station : taxonomic distribution*

|                                 | Nombre         | Richesse spécifique | %          |
|---------------------------------|----------------|---------------------|------------|
| Crustacés (surtout Gammarus)    | 46 223         | 4                   | 34,5       |
| Oligochètes (surtout Naididae)  | 45 897         |                     | 34,2       |
| Diptères (surtout Chironomides) | 16 052         |                     | 11,9       |
| Hydres                          | 9 925          |                     | 7,4        |
| Trichoptères                    | 9 591          | 22                  | 7,2        |
| Ephéméroptères                  | 3 548          | 11                  | 2,6        |
| Planaires                       | 1 000          | 4                   | 0,7        |
| Achètes                         | 670            | 3                   | 0,5        |
| Coléoptères                     | 562            | 13                  | 0,4        |
| Mollusques                      | 384            | 14                  | 0,3        |
| Hydracariens                    | 180            |                     | 0,1        |
| Plécoptères                     | 140            | 7                   | 0,1        |
| Planipennes                     | 7              | 2                   | < 0,01     |
| Hétéroptères                    | 1              | 1                   | < 0,01     |
| <b>Total</b>                    | <b>134 180</b> | <b>82</b>           | <b>100</b> |

richesse taxonomique : 110, dont 76 taxons représentés dans au moins 3 prélèvements

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES CHEZ LES MACRO-INVERTEBRÉS  
SPATIO-TEMPORAL VARIATIONS IN THE MACRO-INVERTEBRATES

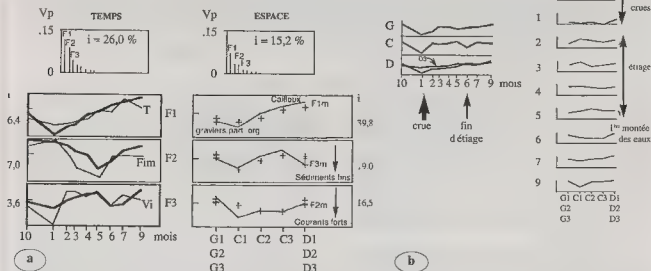


FIG. 5a — Facteurs des AFC inter temps (courbes en gras) et inter-espace (croix). Les variables mésologiques dont les variations sont les plus proches sont superposées (courbes en traits fins) Encadrés : répartition de l'inertie. F1m, F2m, F3m : facteurs des ACP sur les variables de milieu (Fig. 1 et 2). T : température, Vi : vitesse du courant ; i : inertie en % ; Vp : valeurs propres.

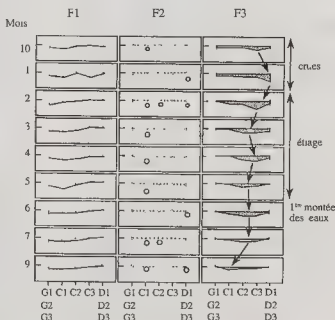
Scores of the between-time (thick curves) and between-space (crosses, correspondence analyses) The closest environmental variables are superposed : thin curves. Boxes : distribution of inertia F1m, F2m, F3m : scores of environmental principal component analyses (Fig. 1 and 2) T : temperature ; Vi : current velocity ; i = eigen value in %

FIG. 5b — Richesse taxonomique. Taxonomic richness : spatial and temporal curves.

FAUNE : espace/temps

FIG. 6 — Interactions faunistiques spatio-temporelles : évolution temporelle des 3 facteurs de l'AFC inter-espace (F1, F2 et F3), par projection en supplémenaires des éléments de chaque date. L'originalité faunistique des points C1 et D3 apparaît sur F2 (cercles). La faune caractéristique du centre du chenal (F3) tend à se déplacer du côté gauche, de C3 vers C1 (flèches)

Faunal spatio-temporal interactions : temporal changes in the three factors of the between-space correspondence analysis, by supplementary projection of the elements of each date. Circles : particulate points C1 and D3 in F2 scores. Arrows : movement towards the left of the channel characteristic fauna (F3), from C3 to C1.



graduellement du côté gauche, comme le montre l'évolution temporelle des transects de F3 (Fig. 6). Il semble que cette faune à tendance pétricole et rhéophile, confinée au côté droit en période hivernale, a pu s'étendre dans le chenal à la faveur de l'étiage, sans être encore gênée par les faibles montées des eaux de juin.

Dans le temps d'une année, les peuplements macrobenthiques sont donc gérés principalement par l'évolution saisonnière de la température ainsi que par les fluctuations hydrologiques du milieu potamique (Fig. 5a). Il est remarquable que ces effets se fassent sentir sur un paramètre global de peuplement : la richesse taxonomique (Fig. 5b). Celle-ci est très sensible à l'aspect purement saisonnier près des rives (augmentation régulière de janvier à septembre). Elle est plus sensible à l'aspect hydrologique dans le centre du chenal, qui s'appauvrit considérablement au moment de la crue de janvier, mais réagit également à la fin de l'étiage (juin).

Sur le plan spatial, les peuplements de macroinvertébrés réagissent fortement à l'asymétrie et à l'hétérogénéité granulométriques de la station, puis plus faiblement aux différences de flux hydrique (Fig. 5a). Là encore, le paramètre richesse taxonomique réagit bien à ce dernier aspect (Fig. 5b) : l'appauvrissement faunistique du chenal est net en période de crue (octobre et janvier) et il est accentué par la montée des eaux après l'étiage (à partir de juin).

## CONCLUSION

La méthodologie mise en oeuvre permet de prendre en compte le plan d'échantillonnage spatio-temporel et de discerner les évolutions temporelles, les hétérogénéités spatiales et l'interaction entre les deux. Cette procédure est mise en oeuvre indépendamment pour les variables mésologiques benthiques et pour les variables faunistiques (*taxa*). Les variables synthétiques issues de ces analyses permettent cependant de comparer directement en les superposant (Fig. 5a) les changements faunistiques et mésologiques, et de tenter ainsi d'expliquer la dynamique des communautés *in situ*.

Dans cette étude, la microrépartition des macroinvertébrés dans l'espace de cette station du Rhône mérite d'être approfondie. Toutefois, du fait que beaucoup des variables mesurées dans le milieu benthique sont très liées (granulométrie, courant et particules organiques), il sera délicat de séparer ici leur rôle respectif. De plus, la présente étude a porté sur un chenal à fond de galets, comme toute relativement homogène. Ainsi les différences trouvées, plutôt d'ordre quantitatif, sont donc probablement assez faibles par rapport à l'ensemble des variations possibles en milieu potamique. L'asymétrie transversale de cette station est nette. On peut a priori s'en étonner dans cette portion rectiligne du Rhône. Il s'agit là en fait de l'héritage d'une situation ancienne du Rhône à chenaux

tressés, antérieure aux endiguements de 1880 (BRAVARD, 1987). Ces endiguements, puis les retenues hydroélectriques construites en aval, ont stabilisé ce profil transversal et la situation granulométrique correspondante.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHACOU, J. & CHESSEL, D., 1979.— Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. III. Dispersion interspécifique et analyse des correspondances. *Oecol. Plant.*, 14 (3) : 371-388.
- BÉRLY, A., 1989.— *Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Univ. LYON I, sous presse.
- BOURNAUD, M. & COGERINO, L., 1986.— Les microhabitats aquatiques des rives d'un grand cours d'eau : approche faunistique. *Annls limnol.*, 18 : 61-80.
- BOURNAUD, M., TACHET, H. & ROUX, A.L., 1987.— The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhône River, France. II. Ecological aspects. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 76 (1/2) : 25-51.
- BRAVARD, J.P., 1987.— *Le Rhône. Du Léman à Lyon*. La Manufacture, Lyon : 451 p.
- CARREL, G., BARTHELEMY, D., AUDA, Y. & CHESSEL, D., 1986.— Approche graphique de l'analyse en composantes principales nommée : utilisation en hydrobiologie. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 7 (2) : 189-203.
- CELLOT, B., 1989.— Macroinvertebrate movements in a large European River. *Freshwater Biology*, 22 : 45-55.
- CELLOT, B. & BOURNAUD, M., 1986.— Modifications faunistiques engendrées par une faible variation de débit dans une grande rivière. *Hydrobiologia*, 135 : 223-232.
- CELLOT, B. & BOURNAUD, M., 1988.— Dynamique spatio-temporelle des déplacements de macroinvertébrés dans une grande rivière. *Can. J. Zool.*, 66 : 352-363.
- COGERINO, L., 1989.— *Les rives aquatiques de grands d'eau : caractérisation mésologique et faunistique*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Univ. LYON I : 369 p.
- DOLEDEC, S. & CHESSEL, D., 1989.— Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 10 (3) : 207-232.
- GASCHIGNARD, O. & EL HAMDI, M., 1984.— La granulométrie du sédiment et l'évolution du benthos dans un bras vif du Rhône. *Rev. fr. Sc. Eau*, 3 : 279-293.
- GASCHIGNARD, O., PERSAT, H. & CHESSEL, D., 1983.— Répartition transversale des macroinvertébrés benthiques dans un bras du Rhône. *Hydrobiologia*, 106 : 209-215.
- GASCHIGNARD-FOSSATI, O., 1986.— Transversal and temporal distribution of benthic insects in an arm of the Rhône River (France). *Proc. 3<sup>rd</sup> European Congr. Ent.*, H.H.W. Velthuis (ed.), Amsterdam : 83-86.
- PERRIN, J.F. & ROUX, A.L., 1978.— Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français : 6 - La macrofaune benthique du fleuve. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 20 : 1494-1502.
- THIOULOUSE, J., 1989.— Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the Macintosh. *Computer Applications in the Biosciences*, 5 : 287-292.
- USSEGLIO-POLATERA, P. & BOURNAUD, M., 1989.— *Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyon over the last twenty five years. Regulated Rivers : Research and Management*, 4 : 249-262.
- WHITTAKER, R.N., NIERING, W.A. & CRISP, M.D., 1979.— Structure, pattern, and diversity of Mallee community in New South Wales. *Vegetatio*, 39 (2) : 65-76.

## REPRÉSENTATION GRAPHIQUE SYNTHÉTIQUE DE LA SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE D'UN PEUPLEMENT. APPLICATION AUX MACROINVERTÉBRÉS DU RHÔNE À LYON\*

Philippe USSEGLIO-POLATERA

Université Claude Bernard LYON I-URA CNRS 367, 43 Boulevard du 11 novembre 1918  
« Ecologie des eaux douces », 69622 Villeurbanne cedex

### SUMMARY

(original scientific paper)

GRAPHICAL EXPRESSION OF THE ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF A FAUNAL COMMUNITY, AND ITS APPLICATION TO THE STUDY OF THE RHONE RIVER MACROINVERT BRATES AT LYONS.

Literature on species ecology in a faunal community can bring out some of the features of the environment. The affinities of 99 species of Trichoptera and Ephemeroptera towards several modalities of 4 abiotic variables and 4 ecological functions are evaluated. The resulting table is processed by means of a within-class correspondence analysis.

The ecological significance of the 99 species captured on the Rhone river banks is graphically expressed and this describes the environmental structure and trophic organization of the ecosystem.

Thirty two light trap samples are projected onto the factorial plane illustrating the mesological organization. This summarizes or brings out the changes in the biotopes and functioning of the Rhone river over the 1959-1982 period.

**KEY WORDS :** Trichoptera, Ephemeroptera, ecological indicators, environmental changes, correspondence analysis, within-class

### RÉSUMÉ

(travail original)

Les connaissances bibliographiques sur l'autécologie des différentes espèces d'un peuplement peuvent restituer certaines caractéristiques du biotope. Les affinités de 99 espèces de Trichoptères et d'Ephéméroptères, pour les différentes modalités de 4 variables mésologiques et 4 fonctions écologiques sont évaluées. Une A.F.C.intra-variables est appliquée au tableau obtenu.

L'expression graphique de la signification écologique de ces 99 espèces capturées à Lyon, sur les berges du Rhône, décrit l'organisation mésologique et trophique de l'écosystème, exprimée par la faune. La projection de 32 relevés faunistiques effectués par piégeage lumineux, sur le plan factoriel illustrant cette organisation, permet de résumer ou de reconstituer l'évolution mésologique et fonctionnelle du fleuve sur la période 1958-1982.

**MOTS CLÉS :** Trichoptera, Ephemeroptera, indicateurs écologiques, descripteurs de fonctionnement, espace, temps, évolution écologique, Analyse des Correspondances Intra-classes.

En écologie une liste faunistique (ou floristique) et une distribution d'abondances spécifiques dans un relevé peuvent fournir des indications sur les caractéristiques mésologiques et fonctionnelles du lieu de prélèvement car la faune (ou la flore) est à même d'intégrer les caractéristiques du biotope (VERNEAUX *et al.*, 1977 ; BOURNAUD & AMOROS, 1984 ; BLANDIN, 1986 ; BOON, 1988). Le problème est alors de savoir comment utiliser les connaissances bibliographiques acquises sur les profils écologiques et les caractéristiques fonctionnelles des différentes espèces pour restituer certaines caractéristiques du biotope. Cette démarche est un souci constant des écologues, comme des paléontologues, lorsque aucune mesure environnementale directe n'est possible ou disponible.

Des relevés floro-faunistiques anciens peuvent alors reconstituer une description spatiale ou temporelle des biotopes.

Cette note a pour but de montrer, à partir d'une analyse des connaissances bibliographiques, comment :

1 - la liste (TABLEAU I) des Trichoptères (67 espèces) et des Ephéméroptères (32 espèces) récoltés par piégeage lumineux sur les berges du Rhône à Lyon (USSEGLIO-POLATERA & BOURNAUD, 1989) constitue un support révélant de façon pertinente les indications mésologiques et fonctionnelles recherchées.

2 - les relevés faunistiques portant sur une période de 24 années dans cette station peuvent restituer une description de l'évolution mésologique et fonctionnelle du Rhône à Lyon de 1959 à 1982.

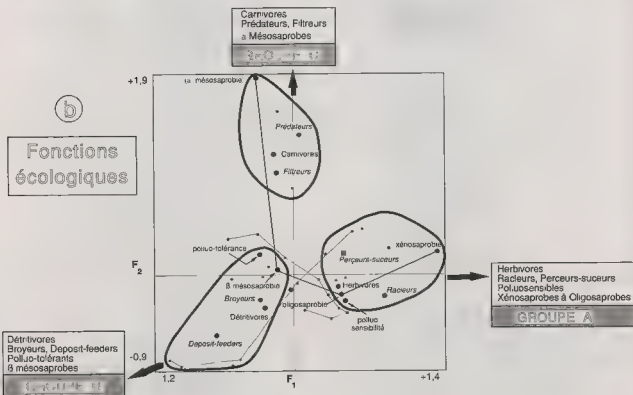
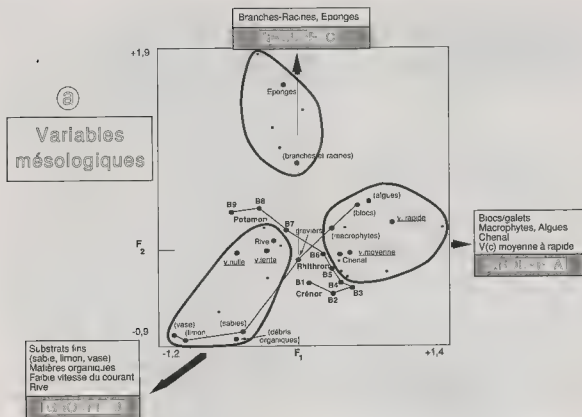
\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990.

TABLEAU I — Liste faunistique des Trichoptères et Epheméroptères pris en compte dans la réalisation du tableau B

List of Trichoptera and Ephemeroptera species used in table B.

| CCN°               | LSPECIES                         | CODE                 | ISPECIES                            |
|--------------------|----------------------------------|----------------------|-------------------------------------|
| <b>Trichoptera</b> |                                  | 56                   | Cymus flavidus McL.                 |
| 1                  | Cheumatopsyche lepida Pictet     | 57                   | Cymus trimaculatus Curtis           |
| 2                  | Hydropsyche angustipennis Curtis | 58                   | Neureclipsis bimaculata L.          |
| 3                  | Hydropsyche cantubernaia McL.    | 59                   | Polycentropus flavomaculatus Pictet |
| 4                  | Hydropsyche modesta Nav.         | 60                   | Micropterna testacea Gmelin         |
| 5                  | Hydropsyche exocellata Dufour    | 61                   | Stenophylax permistus McL.          |
| 6                  | Hydropsyche ornata McL.          | 62                   | Lepidostoma hirtum Fbr.             |
| 7                  | Hydropsyche pellucidula Curtis   | 63                   | Sericostoma personatum K & Sp.      |
| 8                  | Hydropsyche siltalai Döhler      | 64                   | Brachycentrus subnubilus Curtis     |
| 9                  | Lype phaeopa Stephens            | 65                   | Oligopteryx maculatus Fourcroy      |
| 10                 | Metatype fragilis Pictet         | 66                   | Chimarra marginata L.               |
| 11                 | Psychomyia pusilla Fbr.          | 67                   | Goera plosa Fabr.                   |
| 12                 | Tinodes waeneri L.               | <b>Ephemeroptera</b> |                                     |
| 13                 | Agapetus laniger Pictet          | 68                   | Ecdyonurus affinis Etn.             |
| 14                 | Glossosoma boltoni Curtis        | 69                   | Heptagenia coerulans Rost.          |
| 15                 | Glossosoma conformis Neboiss     | 70                   | Heptagenia flava Rost.              |
| 16                 | Athripsodes albitrons L.         | 71                   | Ecdyonurus lateralis Curt.          |
| 17                 | Athripsodes cinereus Curtis      | 72                   | Heptagenia sulphurea Müll.          |
| 18                 | Athripsodes leucophaeus Ramb.    | 73                   | Ecdyonurus aurantiacus Burm.        |
| 19                 | Ceraclea alboguttata Hagen       | 74                   | Ecdyonurus dispar Curt.             |
| 20                 | Ceraclea aurea Pictet            | 75                   | Ecdyonurus insignis Etn.            |
| 21                 | Ceraclea dissimilis Steph.       | 76                   | Ecdyonurus rufus Grand.             |
| 22                 | Ceraclea fulva Ramb.             | 77                   | Ecdyonurus venosus F.               |
| 23                 | Ceraclea nigronevosa Retz.       | 78                   | Rhithrogena diaphana Nav.           |
| 24                 | Ceraclea riparia Albarda         | 79                   | Rhithrogena semicolorata Curt.      |
| 25                 | Ceraclea annulicornis Steph.     | 80                   | Baetis fuscatus L.                  |
| 26                 | Ceraclea senilis Burm.           | 81                   | Baetis rhodani Pict.                |
| 27                 | Leptocerus lusitanicus McL.      | 82                   | Centroptilum luteolum Müll.         |
| 28                 | Leptocerus tineiformis Curt.     | 83                   | Cloeon dipterum L.                  |
| 29                 | Mystacides azurea L.             | 84                   | Procladius bifidus Gtss.            |
| 30                 | Mystacides longicornis L.        | 85                   | Raptobaeopus tenellus Alb.          |
| 31                 | Mystacides nigra L.              | 86                   | Caenis horana L.                    |
| 32                 | Oecetis lacustris Pictet         | 87                   | Caenis macrura Steph.               |
| 33                 | Oecetis notata Ramb.             | 88                   | Caenis luctuosa Burm.               |
| 34                 | Oecetis tripunctata F.           | 89                   | Ephemerella ignita Poda             |
| 35                 | Setodes argentipunctellus McL.   | 90                   | Ephemerella danica Müll.            |
| 36                 | Setodes punctatus Fabr.          | 91                   | Ephemerella glaucops Pict.          |
| 37                 | Rhyacophila dorsalis Curtis      | 92                   | Ephemerella vulgata L.              |
| 38                 | Rhyacophila pascoei McL.         | 93                   | Potamanthus luteus L.               |
| 39                 | Agraylea sexmaculata Curtis      | 94                   | Prosopistoma foliaceum Fourcr.      |
| 40                 | Allotrichia pallicornis Eaton    | 95                   | Habroplectodes modesta Hag.         |
| 41                 | Hydroptila angulata Mosely       | 96                   | Habroplebia fusca Curt.             |
| 42                 | Hydroptila forcipata Eaton       | 97                   | Habroplebia laeta Etn.              |
| 43                 | Hydroptila lotensis McL.         | 98                   | Choroterpes picteti Etn.            |
| 44                 | Hydroptila occulta Eaton         | 99                   | Ephoron virgo Ol.                   |
| 45                 | Hydroptila pulchricornis Pictet  |                      |                                     |
| 46                 | Hydroptila simulans Mosely       |                      |                                     |
| 47                 | Hydroptila sparsa Curtis         |                      |                                     |
| 48                 | Hydroptila tineoides Dalman      |                      |                                     |
| 49                 | Hydroptila vectis Curtis         |                      |                                     |
| 50                 | Ithytrichia lamellaris Eaton     |                      |                                     |
| 51                 | Orthotrichia angustella McL.     |                      |                                     |
| 52                 | Orthotrichia costalis Curtis     |                      |                                     |
| 53                 | Oxyethira flavicornis Pictet     |                      |                                     |
| 54                 | Stactobriella risi Felber        |                      |                                     |
| 55                 | Enomus tenellus Ramb.            |                      |                                     |

<sup>1</sup> Les calculs et les graphiques ont été exécutés avec le programme GRAPHMU de THIOULOUSE (1989), ainsi que la programmation ÉCOBASIC et les piles Hypercord de gestion de D. CHESEL, J. THIOULOUSE, J.L. BEFFY et Y. AUDA (PIREN-Vallées fluviales, URA-CNRS n° 367).



© Faune (Familles)

TRICHOPTÈRES ET EPHEMEROPTÈRES

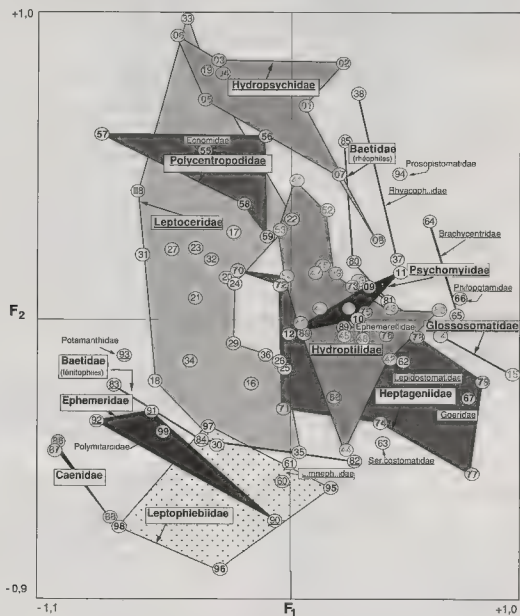


FIG. 2 — Organisation mésologique et fonctionnelle exprimée par les caractéristiques de 99 espèces de Trichoptères et d'Ephéméroptères après étude par A.F.C. intra variables des variations internes du tableau B « espèces/modalités des variables » (FIG. 1) Pour plus de clarté, la projection des variables sur le plan F1F2 est décomposée en variables mésologiques (a) et fonctionnelles (b) (cf. TABLEAU II). Sur chacun de ces plans, les points de plus petite dimension rappellent la position des modalités du plan complémentaire.

(c) = Projection des espèces

Code des espèces : TABLEAU I

Mesological and trophic organization illustrated by the ecological significance of 99 Trichoptera and Ephemeroptera species. A within-class correspondence analysis is carried out on table B (FIG. 1). Variables are broken down into mesological variable (a) and ecological function (b) modalities (cf. TABLE II).

TABLEAU II — Variables mésologiques (a) et fonctions écologiques (b) retenues dans l'élaboration du tableau B et leurs modalités.

Mesological variables (a), ecological functions (b) and their modalities.

| (a) VARIABLES MÉSOLOGIQUES                 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|--------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| VARIABLES                                  | MODALITÉS                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| 1 SUBSTRAT                                 | Macrophytes<br>Algues<br>Bouquets/Racines<br>Débris organiques<br>Blocs/Cailloux/L. Galets<br>Graviers<br>Sables<br>Limon<br>Vase<br>Éponges                                                                                                                                                                           |
| 2 VITESSE DU COURANT                       | Forte<br>Moyenne<br>Faible<br>Nulle                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| 3 RÉPARTITION TRANSVERSALE                 | Rive<br>Chenal                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| 4 RÉPARTITION LONGITUDINALE (BIOCÉNOTYPES) | Biocénotype B1 (crénon)<br>Biocénotype B2 (crénon / hyporhithon)<br>Biocénotype B3 (épithuron)<br>Biocénotype B4 (métathuron)<br>Biocénotype B5 (mésothuron / hyporhithon)<br>Biocénotype B6 (hyporhithon)<br>Biocénotype B7 (hyporhithon / épisotamon)<br>Biocénotype B8 (épisotamon)<br>Biocénotype B9 (métopotamon) |

| (b) FONCTIONS ÉCOLOGIQUES         |                                                                                                                                                                                           |
|-----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| VARIABLES                         | MODALITÉS                                                                                                                                                                                 |
| 5 POLLUO-SENSIBILITÉ              | Espèce tolérante<br>Espèce sensible                                                                                                                                                       |
| 6 MATIÈRES ORGANIQUES (SAPROBITE) | Espèce à mésosaprobe<br>Espèce à méso-saprobe<br>Espèce à épi-saprobe<br>Espèce à méso-saprobe                                                                                            |
| 7 RÉGIME ALIMENTAIRE              | Carnivores<br>Détritivores<br>Herbivores                                                                                                                                                  |
| 8 MODE D'ALIMENTATION             | Broyeurs (= Shredders) = Spongiricolos<br>Filtreurs (= Collectors)<br>Déposit-footeurs<br>Racleurs (= Scrapers, Chewers)<br>Percuteurs-Sucateurs (= Piercers)<br>Prédateurs (= Predators) |

## RÉSULTATS

Trois groupements mésologiques et fonctionnels apparaissent :

— Le groupe A ( $F1 > 0$ ) caractérisé par un substrat de galets-blocs, une vitesse de courant moyenne à rapide, une végétation algale ou macrophytée et une faune associée xénosaprobe à oligosaprobe, polluosensible, constituée d'herbivores et de racleurs (*Heptageniidae*, *Baetidae*, *Glossosomatidae*, *Brachycentridae*, *Goeridae* et *Hydrotillidae*), sensibles au colmatage ou à l'instabilité des substrats.

— Le groupe B ( $F1 < 0$ ) caractérisé par un substrat minéral de granulométrie fine (sable, limon, vase), riche en matière organique, une vitesse du courant réduite, est principalement constitué par des broyeurs et « mangeurs

de dépôts » (= deposit-feeders) polluosensibles et à mésosaprobies (*Leptophlebiidae*, *Epheméridae*, *Caenidae* et la plupart des *Leptoceridae*).

— Le groupe C ( $F2 > 0$ ) correspond surtout aux branches et racines, parfois associées à des éléments minéraux grossiers abritant des carnivores, prédateurs (*Rhyacophilidae*, certains *Polycentropodidae* et *Leptoceridae*), ou filtreurs (*Hydropsychidae* et *Polycentropodidae*), plutôt polluosensibles et à méso-saprobies.

Une image cohérente des relations mésologiques et fonctionnelles existant dans le fleuve est ainsi obtenue. Il est important de remarquer que l'origine des axes figurant le centre de gravité mésologique et fonctionnel du Rhône à Lyon se situe entre les biocénotypes B6 et B7, position typologique déjà attribuée à cette partie du Rhône par PERRIN (1978). La plupart des familles (Fig. 2c) conservent enfin, pour l'ensemble des espèces qu'elles renferment, une signification mésologique et fonctionnelle relativement importante et tranchée (leur position est souvent assez bien localisée sur le plan). Ce niveau d'identification à la famille conserve donc, pour les Éphéméroptères et Trichoptères, une signification écologique valable, d'ailleurs utilisée dans la détermination des indices biotiques (I.B.G., VERNEUX *et al.*, 1977).

## RESTITUTION DE L'INFORMATION MÉSOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE CONTENUE DANS LES RELEVÉS FAUNISTIQUES

32 relevés faunistiques mensuels réalisés à Lyon par piégeage lumineux sont répartis sur 18 années de la période 1958-1982 (Fig. 3). Ils constituent les 32 colonnes du tableau faunistique F (Fig. 1). Chaque relevé (colonne) peut être projeté(e) en relevé supplémentaire, sur le plan des variables mésologiques et fonctionnelles de l'A.F.C. intra-variables (Fig. 2a et b, Fig. 4). La position mésologique et fonctionnelle d'un relevé est définie comme le centre de gravité des modalités des variables représentées par les espèces qu'il contient, au prorata de leurs abondances. On peut alors suivre les variations mésologiques et fonctionnelles de la station de Lyon à travers chacun de ses relevés faunistiques (Fig. 4b). Ces variations sont d'amplitude limitée par rapport à l'ensemble du plan mésologique (Fig. 4a) car la station de Lyon ne subit pas de modifications de très grande envergure au cours de la période considérée.

Trois groupes de relevés s'individualisent :

1 - La période 1959-1967 témoigne des conditions mésologiques, assez proches du biocénotype B6 (hyporhithon), précédant la mise en service du barrage de Pierre-Bénite.

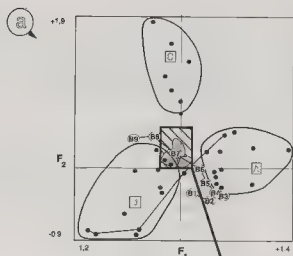
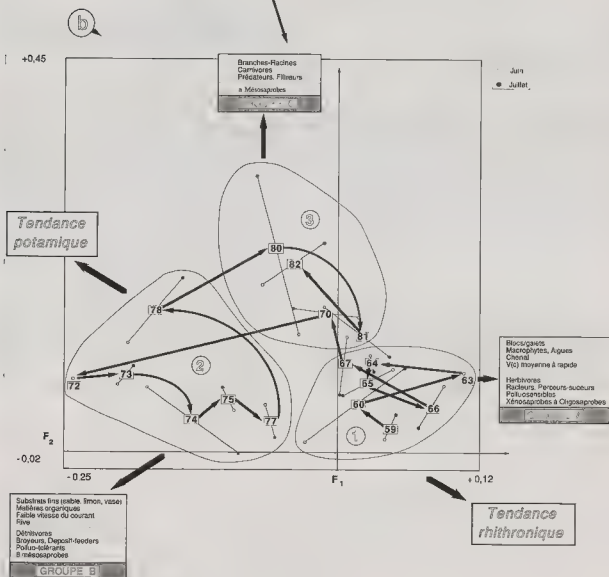


Fig. 4 — Projection en variables supplémentaires, sur le plan principal des variables défini par l'A.F.C. intra-variables, des 32 relevés fauniques mensuels réalisés, à Lyon, sur la chronique 1959-1982. Chaque relevé est repéré par les deux derniers chiffres de l'année d'échantillonnage.

a - Le rectangle hachuré représente l'aire de variation de la position des 32 relevés dans le plan des variables mésologiques et fonctionnelles  
b - Agrandissement de cette aire

Projection of the 32 monthly faunal samples as supplementary elements onto the mesological and trophical plane defined by the within-class correspondence analysis

Each sample is coded using the last two numbers of the sampling year.



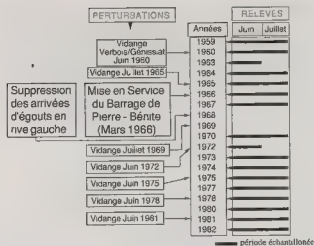


FIG. 3 — Plan d'échantillonnage et principales perturbations subies par le Rhône au cours de la période 1959-1982.

Sampling program (sampled months were shaded) and main disturbances of human origin undergone by the river during the studied period

2 - La période 1970-1978 montre un passage assez rapide à des conditions plus limniques (enrichissement en sédiments fins), plus représentatives du biocénotype B7 (épipotamon), puis un retour progressif vers des conditions moyennes.

3 - La période 1980-1982 confirme ce retour, révélant par ailleurs l'instauration d'un fonctionnement trophique plus complexe avec augmentation des formes filtreuses et carnivores.

## DISCUSSION

Cette étude offre de nouvelles perspectives dans la compréhension et le suivi d'un écosystème. L'expression graphique de la dignification écologique d'un peuplement d'après les connaissances bibliographiques, permet de visualiser l'organisation mésologique et fonctionnelle exprimée par la faune. La projection de relevés faunistiques, sur le plan factoriel illustrant cette organisation, permet de résumer ou de reconstituer l'évolution mésologique et fonctionnelle d'un écosystème.

Cette démarche semble offrir des perspectives intéressantes, dans la mesure où la méthode ne se limite plus seulement à apprécier globalement la qualité d'un écosystème (type indices biotiques) ou à indiquer le niveau pris par une variable isolée (type saprobie) mais tente d'appréhender de façon synthétique le fonctionnement et l'évolution d'un écosystème.

L'extension de son champ d'utilisation, qui devrait permettre de suivre l'évolution fonctionnelle de tout écosystème aquatique, dans le temps et dans l'espace, passe par la réalisation d'un (ou plusieurs) plan(s) typologique(s) de référence à un niveau systématique qu'il reste à définir :

— un niveau élevé (famille ?) pour une compréhension synthétique et utilisable par tous (niveau des indices biotiques) du fonctionnement et/ou de l'évolution fonctionnelle d'un écosystème

— un niveau spécifique, plus précis donc plus performant, permettant d'appréhender, à partir d'un groupe faunistique donné, les variations fonctionnelles induites par les modifications éventuelles d'un biotope.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLANDIN, P., 1986. — Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17 (4) : 215-307.
- BOON, P.J., 1988. — The impact of river regulation on invertebrate communities in the U.K. *Regulated Rivers : Research and Management*, 2 : 389-409.
- BOURNAUD, M. & AMOROS, C., 1984. — Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement : quelques exemples dans un système fluvial. *Bull. Ecol.*, 15 (1) : 57-66.
- DOLEDEC, S. & CHESSEL, D., 1989. — Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique II. - Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 10 (3) : 207-232.
- PERRIN, J.F., 1978. — Signification écologique des peuplements benthiques du Haut-Rhône français. Thèse Doct. 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. LYON I : 179 p.
- THIOULOUSE, J., 1989. — Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the Macintosh. *Computer Applications in the Biosciences*, 5 : 287-292.
- USSEGLIO-POLATERA, P. & BOURNAUD, M., 1989. — *Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyons over the last twenty five years. Regulated Rivers Research & Management*, 4 : 249-262.
- VERNEAUX, J., FAESSEL, B. & MALESIEUX, G., 1977. — Note préliminaire à la proposition de nouvelles méthodes de détermination de la qualité des eaux courantes. Centre Hydrobiol., Univ. Besançon et Lab. Hydroécol. : 8 p.

## ESPACE ET TEMPS, PIERRES D'ACHOPPEMENT DES ÉTUDES D'IMPACT EN MILIEU FLUVIAL\*

Henri PERSAT

URA CNRS 367 « Ecologie des Eaux Douces » - Université Claude Bernard LYON I  
43, Boulevard du 11 Novembre 1918 - 69622 Villeurbanne cedex

### SUMMARY

(review paper)

SPACE AND TIME, STUMBLING-BLOCKS OF IMPACT STUDIES IN LARGE RIVERS.

The French "Étude d'Impact" procedure entrusts the contractors with the estimation of the environmental effects of their projects, the administration being theoretically involved in the validation of this estimation. As the administrations presently concerned, mainly the French Environment State Secretary, are not actually able to do so, the procedure leaves wide opportunities for the contractors to minimize the consequences of their projects, thus biasing the decisions.

Moreover, when applied to fluvial ecosystems, the two main components of the French "Étude d'Impact", the analysis of the condition of the ecosystem before equipment, and the forecast of this condition after equipment raise formidable problems. Physically, the fluvial ecosystem stands out by its spatial and temporal components: multiple longitudinal gradients are expressed throughout the forked branched fluvial network, floods and low water levels alternate more or less regularly. These features greatly complicate the approach of the system.

The investigations performed on the ichthyofauna of the River Rhone provide further insight into these difficulties. The study of the initial condition of the fish fauna before equipment required one year of research before an adapted methodology was found. The following year, the fauna has been completely disturbed by a catastrophic flushing of reservoirs upstream. Finally, it clearly appeared that the fish fauna had actually been greatly altered by older embankments and dams. This made the assessment of the initial condition uncertain. Consequently, a 4-year survey after equipment was planned to appreciate the real consequences. However, its result pointed out that this survey had not lasted long enough to provide a good view of the final condition as many of the species (such as nase, *Chondrostoma nasus*) had not yet reached an equilibrium. Thus, this study focussed on the space and time scales required to understand the functioning of such an ecosystem. These scale difficulties stress the uncertain value of former case studies as comparative material for the expectation of future conditions, and thus raise the question of the reliability of forecasting. The consequence is that monitoring after modification should be systematically included as the third and main component of the "Étude d'Impact". These developments make it possible for us to discuss the approaches and the actors nowadays involved in the study of rivers, and to propose a strategy better adapted to the problem. This problem implies a good adequacy between river geography and territorial authorities involved in the management of the river (i.e. one authority per basin), a distinct mission for each administration (the one involved in the equipment not being the one involved in the preservation task), an actual ability and proficiency of the environment protection agencies and, above all, a permanent survey of the major hydrosystems rather than the spot studies performed by distinct projects.

**KEY WORDS :** River, space, time, fish, impact studies, management, inadequacies, propositions.

### RÉSUMÉ

(article de synthèse)

Les deux composantes habituelles de l'étude d'impact, l'analyse de l'état antérieur du système considéré, et l'extrapolation de son état après modification, soulèvent en milieu fluvial des problèmes redoutables. Quelques éléments théoriques et des exemples concrets permettront de préciser ces problèmes et de mettre l'accent sur les échelles d'espace et de temps nécessaires à la compréhension du fonctionnement d'un tel écosystème. Ces questions d'échelles posent le problème de la validité des exemples antérieurs en tant qu'éléments de comparaison pour l'extrapolation de l'état futur, et donc de la fiabilité des études prévisionnelles. Il en résulte que les suivis après modification devraient être impérativement la troisième et principale composante de l'étude d'impact. Ces considérations permettent de discuter des approches et des intervenants impliqués actuellement dans l'étude des fleuves, et de proposer une stratégie mieux adaptée à la situation.

**MOTS CLÉS :** Fleuve, espace, temps, poissons, études d'impact, gestion, insuffisances, propositions.

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.I.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990.

Le poids des activités humaines dans l'évolution des milieux naturels, et l'importance des effets en retour de cette évolution induite du milieu sur le devenir des civilisations ont longtemps été sous-estimés. C'est seulement avec l'accélération des processus, liée à la montée en puissance du pouvoir industriel de l'homme et à la réduction consécutive des ressources naturelles disponibles, que la prise de conscience a pu se faire, d'abord au sein de la population, puis ensuite au niveau des autorités.

Ainsi, la nécessité d'appréhender l'ensemble des conséquences d'un aménagement sur le milieu naturel avant d'en décider la réalisation n'a été admise qu'assez récemment en France, puisqu'elle n'a été insérée dans la législation qu'en 1976, avec la loi sur la protection de la nature, et ne s'est traduite dans les faits que par l'instauration de la procédure d'étude d'impact par les décrets d'application de cette loi, publiés en 1977.

Toutefois, si à l'origine de l'étude d'impact on trouve le souci de la protection de la nature, son objectif englobe l'ensemble des impacts potentiels, et, parmi ceux-ci, ceux ayant trait directement à la nature peuvent être minoritaires, ou bien minorés, par rapport à ceux ayant trait à l'environnement, dans le sens anthropocentrique du terme. L'appréciation de l'impact concerne désormais un vaste éventail de problèmes dépassant largement le cadre de la biologie.

## LE SYSTÈME DE L'ÉTUDE D'IMPACT

### OBJECTIF

L'objectif de l'étude d'impact est d'apporter une aide à la décision. Elle s'inscrit donc, par principe, en préalable à toute décision.

Le décret du 12 octobre 1977 stipule qu'elle doit comporter :

- une analyse de l'état initial du site et de son environnement portant notamment sur les richesses naturelles affectées par le projet,
- une analyse des effets sur l'environnement (paysages, faune, flore, voisinage...),
- les raisons pour lesquelles, notamment du point de vue de l'environnement, parmi les différents partis envisagés, le projet a été retenu,
- les mesures envisagées pour compenser les conséquences dommageables sur l'environnement

L'étude d'impact a donc une connotation prospective, et suppose que l'on soit bien en mesure de prévoir correctement les conséquences de l'aménagement. En l'occurrence, cela suppose que l'on soit déjà en mesure de prévoir l'évolution du milieu en l'absence de l'aménagement, ce qui n'est pas toujours évident.

### RÉALISATION

La réalisation de l'étude d'impact est confiée au pétitionnaire, sans doute dans la logique que le coût de l'étude doit être à la charge du bénéficiaire de l'aménagement. Ce choix a toutefois des effets assez pervers.

Une des premières conséquences est que globalement, l'enveloppe financière consacrée par le pétitionnaire à la réalisation de son étude d'impact sera fonction du coût global de l'aménagement, alors que l'importance de l'impact d'un ouvrage n'a a priori aucun rapport direct avec son coût.

La seconde est que le pétitionnaire n'engagera les dépenses financières correspondant à l'étude d'impact que le jour où il sera convaincu des chances de succès de son opération. Cela implique qu'il ait d'abord acquis la quasi certitude que l'impact sera considéré par les autorités comme secondaire par rapport à l'intérêt du projet, c'est à dire que lui-même, comme les autorités, aient pu préjuger des résultats de l'étude d'impact. Dans un tel contexte, la mise en route de cette étude ne peut débiter qu'en fin de constitution de dossier : en conséquence, l'étude ne saurait remettre en cause les choix fondamentaux ayant présidé à l'élaboration du projet, et de plus elle devra être faite dans les plus brefs délais pour ne pas retarder la réalisation d'un projet qui sur le fond est déjà retenu. La notion de variantes au projet, incluse dans l'alinéa 3 du contenu de l'étude, perd alors souvent de son sens (à tel point que l'on peut même voir présentées des pseudo-variantes tellement fantaisistes que l'on peut se demander si leur seul objet n'est pas d'imposer la version du pétitionnaire).

La troisième conséquence, et non la moindre, est que le pétitionnaire étant l'employeur, il pourra choisir, parmi les différents prestataires de service, non pas le plus compétent, ou le plus honnête, mais celui à même de lui fournir l'étude d'impact la plus favorable à son projet. L'objectivité de l'étude n'est donc pas garantie par la procédure (c'est, entre autres, contre cet état de fait que les professionnels travaillant dans l'ingénierie de l'environnement ont cherché à s'organiser à travers l'Association Française des Ingénieurs Ecologues, AFIE, et notamment son code déontologique (AFIE, 1983)). Toutefois, même dans le cas d'une étude objective, le pétitionnaire a toujours le loisir d'interpréter à sa façon les conclusions de l'étude d'impact, d'autant plus aisément que les études les plus objectives tendent souvent à être celles dont les conclusions sont les moins péremptoires.

### ÉVALUATION

L'évaluation de l'étude d'impact est dans les faits à la charge de l'administration. Plus exactement, les différents chapitres de l'étude d'impact sont laissés à l'appréciation

des différentes administrations compétentes (au sens cloisonnement administratif et non au sens thématique du terme). Il n'y a pas de service spécialement habilité à juger de la pertinence de l'étude d'impact : par exemple, c'est le Service des Mines qui est habilité à juger de l'impact d'un projet d'extraction. Or, par définition, la mission du Service des Mines est d'encourager l'activité minière. Par ailleurs, par exemple pour tout ce qui touche au domaine aquatique, les compétences administratives sont éparpillées dans une multitude d'administrations ou de services concurrents (PERRIN, Journées de l'AFIE, mars 1987), et la situation n'est guère plus claire pour ce qui concerne la gestion de la pêche (Ministère de l'Environnement, 1988).

Ainsi, de même que les conditions de réalisation de l'étude d'impact ne permettent pas a priori une analyse objective de l'impact, celles de son évaluation ne permettent pas un examen en toute indépendance.

Au sein même des différentes administrations, il n'existe d'ailleurs guère de personnes compétentes pour évaluer ce genre de dossier, notamment dans ses aspects biologiques; ce fut d'ailleurs la seconde raison de la constitution de l'AFIE (AFIE, 1980).

Dans la pratique, la faillite institutionnelle de l'Etat dans sa mission de contrôle a conduit les Associations de Protection de la Nature à suppléer gratuitement à ses carences. Le bénévolat ne saurait toutefois compenser

l'engagement professionnel du monde économique, politique, administratif, voire même juridique, en faveur des aménagements.

Il existe donc un déséquilibre institutionnel permanent.

Dans cette situation, le Secrétariat ou Ministère de l'Environnement n'apparaît pas comme un élément moteur. Outre qu'il manque cruellement de moyens et surtout de compétences tant administratives que scientifiques (cf., entre autres, le discours de Monsieur le Délégué à la Qualité de la Vie au Congrès AFIE-Société d'Ecologie, 1989), son action semble essentiellement répondre à des considérations d'ordre socio-politique : ce sont plus souvent les conséquences relatives des projets, c'est à dire leur degré de rejet par les populations concernées, que leurs conséquences absolues, l'impact réel sur l'environnement, qui suscitent son intervention. Ainsi, un même projet pourra être jugé intolérable dans un cas et satisfaisant dans l'autre, selon que la population se mobilisera ou non, ce qui est souvent plus une question de climat social que d'impact absolu.

En conclusion, nous pouvons dire que si l'instauration de l'étude d'impact procède d'une bonne intention, les conditions qui ont été retenues pour sa réalisation en réduisent singulièrement la portée. Pour illustrer notre propos, nous examinerons le cas de l'étude d'impact en milieu fluvial.

## L'ÉTUDE D'IMPACT EN MILIEU FLUVIAL

### LA NATURE DU MILIEU FLUVIAL

#### Nature physique

Le milieu fluvial se distingue tant par ses caractéristiques spatiales que temporelles.

L'espace fluvial se présente sous la forme d'un réseau linéaire arborescent, structurellement orienté selon un gradient longitudinal affectant toutes les caractéristiques du milieu, et parcouru par un flux permanent caractérisé par son débit en eau évidemment, mais également, et on l'oublie trop souvent, par son débit solide, son débit en éléments dissous, et son débit en matière organique tant inerte que vivante (FIG. 1).

Dans sa dimension temporelle, le milieu fluvial se présente sous la forme de cycles irréguliers de crues et d'étiages, plus ou moins bien calés sur les cycles saisonniers, mais également très sensibles aux variations climatiques (FIG. 2). Ainsi, si l'espace fluvial est un milieu dont la vitesse d'évolution est quasiment perceptible à l'échelle humaine, son état actuel intègre néanmoins des événements s'étendant sur des échelles de temps assez considérables (AMOROS & BRAVARD, 1985)(ROUX *et al.*, 1989).

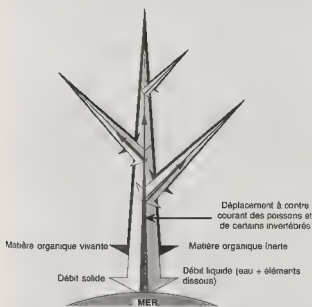


FIG. 1 — Représentation simplifiée des flux au sein de l'arborescence fluviale.

*Schematic diagram of the fluxes along the fluvial arborescence*

### Nature biologique

Les différentes composantes de la richesse naturelle des systèmes fluviaux peuvent s'appréhender à travers la nature de leur relation avec le milieu aquatique.

La nature du régime hydraulique, écarts relatifs moyens et absolus des débits liquides et solides, détermine globalement les conditions de vie et leurs variations dans l'espace et le temps. Les temps et modes de réponses à ces variations diffèrent grandement selon les groupes floristiques et faunistiques considérés.

Ainsi, les poissons peuvent appréhender les dimensions spatiales et temporelles du système de façons fort différentes selon qu'il s'agit d'espèces sédentaires ou migratrices, structurées en populations ou non, longévives ou non (Fig. 2 et 3).

En tout état de cause, le milieu fluvial ne peut être considéré comme un système stable à l'échelle du temps d'instruction des dossiers

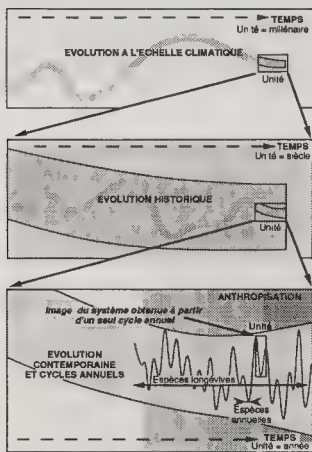


FIG. 2 — Amplitudes de variation du milieu fluvial selon les échelles de temps considérées.

Variation amplitudes of the fluvial ecosystem according to the time scales considered.

### CONDITIONS HABITUELLES DE RÉALISATION DE LA PARTIE NATURALISTE DE L'ÉTUDE D'IMPACT EN MILIEU FLUVIAL

#### Etat initial

Au niveau spatial, l'étude d'impact en milieu fluvial cible les abords immédiats de l'ouvrage concerné. Or, de par la nature du système fluvial, l'impact potentiel peut s'étendre très loin en aval par altération des différents flux évoqués précédemment, mais aussi très loin en amont s'il empêche par exemple la remontée des migrateurs.

Par ailleurs, ainsi que nous l'évoquions précédemment, les délais impartis pour la réalisation de l'étude d'impact sont le plus souvent très brefs. Pour les études concernant les cours d'eau, certaines demandes ne laissent qu'un délai de quelques mois, quelle que soit la saison, pour décrire la situation. Le Ministère de l'Environnement s'est heureusement élevé contre cette insuffisance par une circulaire demandant un minimum d'un cycle annuel. Toutefois, si dans un tel délai on peut espérer observer un cycle thermique à peu près représentatif compte tenu de la succession régulière des saisons, la probabilité d'observer une hydraulique normale est par contre fort réduite (voir période actuelle). Ce paramètre est en effet éminemment variable d'une année sur l'autre, or c'est la clé du fonctionnement des cours d'eau. La validité d'une étude limitée à un cycle annuel est fortement discutable en milieu fluvial. Les résultats bruts sont peu fiables, et il ne permettent pas d'apprécier le degré d'instabilité de l'écosystème (Fig. 2).

En conséquence, les études d'impact des aménagements en milieu fluvial sont souvent spatialement et temporellement sous-dimensionnées.

#### Analyse prévisionnelle de l'état post-aménagement

Pour l'analyse de l'état post-aménagement, l'Ingénieur Ecologue, ou son équivalent, va partir de l'état initial qu'il aura pu effectuer, et s'appuiera sur ses connaissances en écologie et son expérience des cours d'eau en particulier, pour établir un diagnostic prévisionnel de l'état futur de l'écosystème. Sa mission est donc pour le moins délicate dans la mesure où l'on a vu la fiabilité qu'il convenait d'accorder à la plupart des états initiaux établis dans un tel contexte, mais aussi dans la mesure où, d'une part, les connaissances scientifiques actuelles sur le fonctionnement de tels écosystèmes sont encore très insuffisantes, y compris sur les poissons, et d'autre part chaque grand cours d'eau a son identité propre, au point que l'expérience acquise sur l'un n'est pas directement extrapolable à un autre.

Il ne faut alors pas s'étonner que le biologiste ne soit pas en mesure d'afficher des conclusions tranchées, ce qui laisse le champ libre aux interprétations les plus tendancieuses et/ou contradictoires.

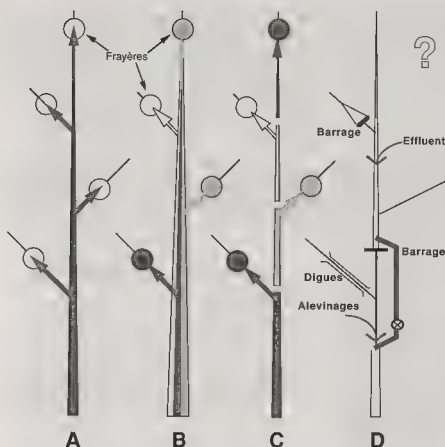


FIG. 3 — Représentation schématique des différentes structures populationnelles susceptibles d'être développées par les poissons au sein du réseau fluvial

A - Mono-population avec aires de reproduction multiples.

B - Multi populations avec aires de distribution communes, mais aires de reproduction séparées.

C - Multi-populations avec aires de distribution et de reproduction séparées

D - Exemple d'aménagements dont on peut apprécier la variabilité des conséquences selon les différents modèles populationnels précédents.

*Schematic diagram of the different kinds of population structures the fish may develop in the fluvial network.*

*A - Mono-population with several reproduction areas.*

*B - Multi-populations with a unique common area of distribution, but distinct reproduction areas for each.*

*C - Multi-populations with exclusive areas of distribution and reproduction*

*D - Examples of man-induced changes, the impact of which can be appreciated according to the different population models proposed above.*

## EXEMPLE DU HAUT-RHÔNE

L'aménagement hydroélectrique du Haut-Rhône illustre bien les problèmes que soulève la réalisation d'une étude d'impact en milieu fluvial. Nous examinerons essentiellement les conditions de réalisation de la partie ichtyologique de l'étude d'impact de l'aménagement de Brégnier-Cordon.

### RÉALISATION DE L'ÉTAT INITIAL

L'étude biologique a été réalisée par un bureau d'étude para-universitaire (L'Association Rhône-Alpes de Laboratoires pour l'Étude des Problèmes Biologiques de la Pêche, ARALEBPB).

Au niveau des délais, elle a été réalisée dans des conditions de délai assez exceptionnelles dans la mesure où elle a débuté plusieurs années avant le commencement des travaux, et que deux années avaient été prévues pour sa réalisation (contrat d'étude signé avant la parution des décrets d'application de la loi de 1976). Cependant, à cette époque peu de scientifiques de par le monde avaient une expérience quant à l'approche ichtyologique de cours d'eau de la dimension du Rhône. Une première année de

tâtonnements (1977) fut nécessaire avant de pouvoir mettre au point une méthodologie appropriée, l'échantillonnage ponctuel d'abondance (NELVA *et al.*, 1979). L'année suivante fut complètement perturbée par la première vidange totale du barrage de Génissiat qui fut une catastrophe pour la faune piscicole (ROUX, 1984). Dans ces conditions, l'étude de l'état initial, bien qu'étalée sur deux ans, ne permit pas l'acquisition de données bien pertinentes.

Du point de vue spatial, l'étude fut centrée sur les environs immédiats de l'aménagement. Ultérieurement, de nouveaux contrats permirent d'étudier la faune plus en amont au niveau des aménagements hydroélectriques de Chautagne et de Belley alors en cours de construction.

### ANALYSE PRÉVISIONNELLE DE L'ÉTAT POST-AMÉNAGEMENT

La mauvaise qualité des renseignements recueillis lors de la réalisation de l'état initial et l'absence quasi totale de connaissances disponibles sur la biologie et la dynamique des populations de poissons du Rhône ne pouvaient

permettre une analyse prévisionnelle satisfaisante de l'impact de l'aménagement. L'impossibilité d'apprécier exactement les conséquences de l'aménagement fut reconnue par les scientifiques, ce qui laissa le champ libre au pétitionnaire d'un côté, et aux adversaires du projet de l'autre, pour en tirer argument en faveur de leurs thèses respectives.

## CONSEQUENCES

Par suite de ce manque de précision de l'étude d'impact, l'autorisation de construire ce barrage ne put guère s'appuyer que sur des considérations politiques. En contre partie, le Ministère de l'Environnement obtint un suivi du site pendant 4 ans après la mise en service de l'aménagement pour en mesurer l'impact réel et modifier si nécessaire le cahier des charges de l'exploitant.

Ainsi, pour la première fois dans le cas du Rhône, et dans de nombreux autres cas par la suite, le système de l'étude d'impact, tel qu'il était conçu, apparaissant incapable de fournir des estimations précises des effets d'un aménagement (si tant est que l'on puisse jamais obtenir une précision satisfaisante dans le cas d'écosystèmes aussi complexes), il a été étendu au suivi des conséquences après aménagement en vue d'en contrôler les effets réels.

Si cette extension de la notion d'étude d'impact procède du plus élémentaire bon sens, elle a un effet pervers dans la mesure où elle traduit un changement d'attitude :

— initialement, il s'agissait d'apprécier, au préalable, les conséquences d'un aménagement avant de prendre une décision,

— maintenant, on s'autorise à prendre une décision favorable, dans la mesure où l'on prétend pouvoir en contrôler les conséquences a posteriori grâce à un suivi d'impact.

La première attitude privilégiait en quelque sorte les notions d'irréversibilité et d'incompressibilité de l'impact d'un aménagement, alors que la seconde privilégie au contraire nettement les notions inverses.

Si la première attitude traduisait une réserve certaine, la seconde témoigne d'un volontarisme pouvant confiner à la témérité comme par exemple dans le cas de l'industrie nucléaire où la gestion de l'impact principal est laissée à la sagacité des générations futures.

## LE SUIVI POST-AMÉNAGEMENT SUR LE RHONE

L'échelle spatiale du suivi de l'aménagement est demeurée circonscrite au site proprement dit. L'échelle temporelle quant à elle a été étendue à 4 années après la mise en service. Entre l'étude d'impact de l'aménagement de Bregnier-Cordon et son suivi post-aménagement il s'est écoulé plusieurs années au cours desquelles l'ichtyofaune

a été suivie au niveau d'autres aménagements immédiatement en amont (CHAUTAGNE & BELLEY). Nous disposons donc d'un suivi relativement continu de l'ichtyofaune de ce tronçon du Haut-Rhône sur près de 10 années. Nous pouvons commencer à apprécier la validité des échelles de temps retenues à travers les résultats du suivi.

## ÉVOLUTION À L'ÉCHELLE DU PEUPLEMENT DE POISSONS

La figure 4 décrit la structure en classes de taille du peuplement de poisson dans les pêches rangées dans l'ordre chronologique, avant, pendant et après aménagements (PERSAT, 1988).

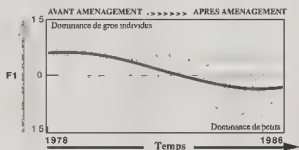


FIG. 4 — Evolution de la faune piscicole du Rhône au cours du temps.

Analyse factorielle des correspondances sur le contenu faunistique des pêches dans le Haut-Rhône : évolution au cours du temps des coordonnées factorielles des pêches sur le premier axe de l'analyse. La courbe, une fonction du troisième degré ( $r = 0,63$ ), résume l'évolution.

*Change in the ichthyofauna of the Rhône river during time*  
Correspondence Analysis on the fauna of the fishing efforts in the Upper Rhône : change over time of the factorial coordinates of the fishing efforts on the first axis of the analysis. The curve, a cubic equation ( $r = 0,63$ ), summarizes the change.

On observe un basculement complet entre deux extrêmes : un peuplement initial composé principalement de grands individus, constitué ensuite presque exclusivement de juvéniles dans les zones aménagées.

Pour expliquer la rareté des juvéniles avant l'aménagement considéré, il faut prendre en compte les impacts d'aménagements bien antérieurs (ROUX *et al.*, 1989) :

— l'endiguement au XIX<sup>ème</sup> siècle a consisté en une chenalisation du fleuve, c'est-à-dire une réduction des plages de galets en pente douce, principal habitat des juvéniles des espèces rhéophiles qui constituent le fond faunistique du Haut-Rhône ;

— les barrages-réservoirs de l'amont (Verbois, Chancy-Pougny, Seyssel et Génissiat) ont eu un impact permanent par l'intermédiaire du marnage quotidien qu'engendre leur exploitation en éclusées. Les effets de ce marnage se font particulièrement sentir au niveau des plages de graviers en pente douce. Cet habitat capital, dont la surface globale avait été déjà fortement réduite par l'endiguement, voyait en outre son habitabilité et sa productivité largement compromises par les marnages.

A cet impact permanent se surajoutaient tous les trois ans des vidanges tout-à-fait préjudiciables à la faune en général, de par l'importance de la pollution qui s'ensuivait, mais surtout à la reproduction et aux juvéniles dans la mesure où elles avaient et ont encore lieu à une date particulièrement mal venue pour le recrutement des poissons, le mois de juin (CARREL, 1976).

L'état « initial » de l'étude porte donc sur une ichtyocénose plutôt sinistrée.

Après l'aménagement hydroélectrique, le déficit en poissons de grande taille est par contre directement attribuable à la disparition des habitats adéquats.

La composante rhéophile du Haut-Rhône ne trouve pas dans les retenues et canaux les zones courantes que ces poissons aiment fréquenter. De plus, la ripisylve, qui devait être une source de nourriture non négligeable, a été complètement éliminée.

Quant à la fraction limnophile initialement présente en marge de cette ichtyocénose, elle ne semble pas avoir trouvé dans le fleuve aménagé des conditions favorables à son épanouissement, tout au moins jusqu'à présent. Cela tient au fait que le caractère « limnophile » du fleuve aménagé n'est pas permanent. Les dimensions de l'aménagement sont calculées de telle sorte que par hautes eaux le courant soit en mesure d'entraîner les sables et limons, c'est-à-dire qu'il soit suffisamment fort pour curer canaux et retenues, avec un minimum de zones à l'abri du processus. En période de crues, il n'existe donc guère de refuges où les poissons d'eaux calmes pourraient se maintenir. En basses eaux au contraire, les rares zones réellement abritées du courant subissent une sédimentation permanente en raison de la forte charge en matières en suspension du fleuve. Cette sédimentation est peu propice au développement de la végétation aquatique immergée et d'un benthos abondant (FRUGET, 1989). En outre, les conditions thermiques, avec des eaux froides durant toute la période printanière et le début de l'été, restent défavorables à la reproduction des poissons d'eaux stagnantes qui s'effectue normalement en juin avec des températures de l'ordre de 20°C.

Enfin, ces milieux subissent toujours de plein fouet les vidanges triennales, ce qui doit interdire à beaucoup de poissons de dépasser l'âge de trois ans.

Dans ces conditions, dans le fleuve aménagé, l'abondance d'alevins et de juvéniles de l'année, tant d'espèces

rhéophiles que d'espèces limnophiles, peut paraître paradoxale. Il ne fait guère de doute que la plupart ne sont pas nés dans l'axe fluvial lui-même mais dans des annexes (affluents ou sections naturelles court-circuitées). Entraînés dans le chenal principal par simple diffusion ou par dévalaison depuis les zones de frayères, ces poissons trouvent apparemment dans le Rhône aménagé des conditions favorables à leur maintien.

Le principal facteur positif semble être la stabilité des niveaux dans les retenues et canaux d'amenée. A ce facteur principal sont associés deux facteurs positifs secondaires, la lenteur du courant le long des berges (en temps normal), et l'important ensoleillement dont bénéficie la rive par suite de l'absence de ripisylve. La stabilité du niveau permet ainsi vraisemblablement une importante production primaire, et donc aussi secondaire, le long d'une fine marge rivulaire de 1 ou 2 m de large et d'une profondeur inférieure à 1 m, que les alevins sont parfaitement en mesure d'exploiter.

Par contre, dès que les poissons grandissent, cet habitat ne peut plus leur suffire, et ils sont donc condamnés à émigrer ou à disparaître.

Il convient de noter que ce microcosme est à la merci de tout événement hydraulique surpassant les capacités régulatrices de l'aménagement, et qu'il se développe essentiellement durant la phase estivale et post-estivale où le régime du fleuve est le plus calme.

En définitive, si l'état de l'ichtyofaune avant l'aménagement récent était anormal, son état ultérieur l'est tout autant.

Les structures de peuplement actuellement observées sont celles prévalant après seulement quatre années de mise en service. Or le temps de vieillissement de l'aménagement, notamment au niveau des retenues, semble être de l'ordre de plusieurs décennies. L'état actuel ne permet donc pas de préjuger de l'état final.

#### ÉVOLUTION À L'ÉCHELLE D'UNE POPULATION : LE HOTU (*Chondrostoma nasus*)

La figure 5 (voir PERSAT & CHESSEL, 1989, pour la méthodologie employée) résume l'évolution de la structure des populations de Hotu à la hauteur de l'aménagement de Chautagne. Elle est représentative des phénomènes observés à l'échelle de l'ensemble du Haut-Rhône durant la période considérée.

L'intérêt essentiel de cette figure est de montrer une partition de la population en deux groupes : les individus inférieurs à 20 cm environ, et ceux supérieurs à cette taille. Le premier groupe apparaît hétérogène : il se scinde en sous-ensembles selon les différents axes factoriels considérés. Par contre le second est parfaitement homogène, et il est ordonné graduellement par le cinquième facteur de l'analyse.

FIG. 5 — Analyse Factorielle des Correspondances sur histogrammes de classes de taille chez le Hotu.

A - Graphe des valeurs propres en ordre décroissant de chaque facteur de l'analyse.

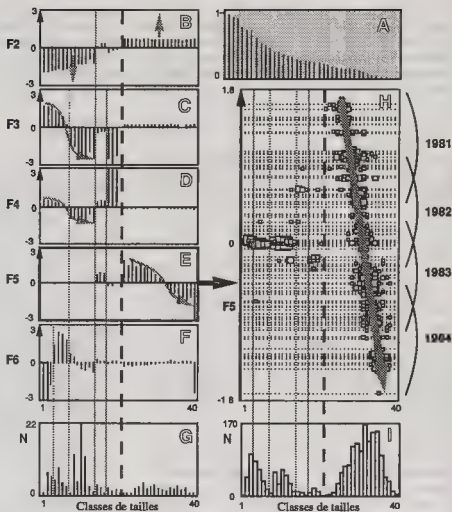
B - C - D - E - F - Représentation fonctionnelle des coordonnées factorielles des classes de tailles sur les facteurs 2 à 6 de l'analyse : le facteur 2 met en évidence une partition en deux groupes de tailles principaux séparés par un troisième mal défini correspondant aux classes de tailles intermédiaires; le facteur 3 permet d'extraire une structure graduelle au sein des petites classes, tout en scindant en deux groupes les classes de tailles intermédiaires, les facteurs 4 et 6 reprennent cette information, tandis que le facteur 5 (en E) est entièrement consacré à la mise en évidence d'un ordon-

nancement au sein du groupe des grandes classes de tailles.

G - Représentation du degré de concentration des individus dans les échantillons : les petits poissons apparaissent concentrés dans un petit nombre d'échantillons tandis que les grands sont très dispersés.

H - Réécriture du tableau selon les coordonnées factorielles des échantillons sur le cinquième facteur de l'analyse, les carrés représentant les effectifs de chaque classe de taille dans chaque échantillon : la figure permet de visualiser la partition structurelle effectuée entre les jeunes individus groupés autour de l'origine et les plus âgés largement ordonnés selon un gradient continu (la même réécriture sur le facteur 3 eût donné l'image inverse).

I - Histogramme marginal du tableau : les deux groupes principaux correspondent à des classes de taille bien représentées, tandis que le comportement indifférencié du groupe intermédiaire s'explique par la faiblesse de ses effectifs.



#### Correspondence Analysis on size-class histograms for the nase.

A - Graph of the eigen values of each factor of the analysis arranged in decreasing order.

B - C - D - E - F - Factorial coordinates of the size-classes on factors 2-6 of the analysis : factor 2 points out a partition in two main size-groups separated by a third badly defined one, which represents the intermediate size classes, the third factor draws out a gradual structure within small classes and also separates in two groups the intermediate size-classes, factors 4 and 6 draw out this information again, whereas the fifth factor (E) is totally involved in the description of a gradient inside the large size-classes.

G - Expression of the aggregativity of the fish in the samples : small fish seem to be concentrated into a small number of samples, whereas large ones are well scattered.

H - Rewriting of the data matrix according to the factorial coordinates of the samples on the fifth factor of the analysis. The squares give numbers of each size-class in each sample. The picture shows the structural partition between young specimens, pooled around the origin of the axis, and the older specimens, arranged along a continuous gradient (the same rewriting on the third factor would give an inverse picture).

I - General histogram of the data matrix : the two main groups represent abundant class-sizes, whereas the undifferentiated behaviour of the intermediate size-class group appears due to the scarcity of its numbers.

L'origine de cette image contrastée repose sur le mode de répartition des effectifs des classes de taille au sein des différents échantillons ponctuels. Les effectifs des grandes classes sont dispersés dans un grand nombre d'échantillons ponctuels, alors que ceux des petites classes de taille se concentrent dans un nombre très réduit de points. Cet état de fait traduit le mode de répartition de l'espèce dans le milieu : les individus de grande taille présentent une distribution diffuse dans l'espace, tandis que les petits apparaissent sous forme de bancs serrés fort localisés. L'exclusion réciproque de ces différents bancs dans l'analyse repose vraisemblablement sur la rareté de leur capture, et donc la faible probabilité que deux bancs de juvéniles appartenant à des classes de tailles différentes soit capturés en un même point. Toutefois, on ne peut exclure totalement des phénomènes de ségrégation des bancs selon la taille des individus qui les composent.

Quoi qu'il en soit, ceci pose la question de la rareté réelle de ces bancs de juvéniles dans le milieu. L'interférence entre la maille de l'échantillonnage ponctuel d'abondance et le degré d'agrégativité des juvéniles pourrait être à l'origine du phénomène observé, mais la durée de l'échantillonnage dans le secteur considéré (4 ans), et la rareté persistante des classes de tailles intermédiaires, qui devraient normalement faire la liaison entre les juvéniles et les adultes, conduisent plutôt à poser sérieusement la question d'une anomalie dans le recrutement au sein de cette population.

Si l'on considère les classes de grande taille, la correspondance entre l'évolution graduelle dans l'ordre des tailles croissantes et l'ordre chronologique montre que la structure observée est celle de la croissance sur 4 ans d'une unique cohorte d'adultes.

L'évolution de cette population d'adultes ne permet de percevoir aucun élément de renouvellement sur la période prise en considération. L'extrapolation de cette tendance aboutirait ainsi théoriquement à une disparition, ou tout au moins à une forte réduction, de la population.

En conclusion, comme dans le cas de l'étude à l'échelle du peuplement, il apparaît évident qu'un suivi sur 4 ans est un laps de temps encore trop court pour préjuger de l'avenir de la population de Hotu du secteur.

## CONCLUSIONS

Le contexte spatio-temporel conventionnel dans lequel s'inscrit la procédure de l'étude d'impact en milieu fluvial est fondamentalement trop étroit.

Les objectifs initialement impartis à l'étude d'impact exigent de disposer d'informations sur l'ensemble de l'hydrosystème considéré.

L'obtention de telles informations nécessite un suivi continu dans l'espace et dans le temps.

On retrouve en l'occurrence ici une des principales préoccupations actuelles de la recherche en écologie fondamentale (LIKENS, 1989, WIENS & *al.*, 1986).

Cette situation soulève un certain nombre de questions :

- à qui la charge financière de ce suivi ?
- à qui la compétence administrative ?
- à qui la compétence territoriale ?
- à qui la compétence technique ?

## CHARGE FINANCIERE

Pour définir à qui doit revenir la charge financière de ce suivi à long terme, il suffit de considérer ce qui se passe dans d'autres secteurs de la vie publique. Que ce soit dans le domaine des transports, de l'économie, de la santé, ou dans bien d'autres, des statistiques générales sont élaborées par les différents Ministères concernés pour le suivi de l'état du pays. Le suivi des cours d'eau procède des mêmes besoins. Il est donc naturellement du ressort de l'Etat.

## COMPÉTENCE ADMINISTRATIVE

Dans la mesure où l'essentiel du suivi à long terme traite de l'état du milieu naturel, physique et biologique, l'administration centrale compétente ne peut être que le Ministère de l'Environnement (ou ce qui en tient lieu), et non les Ministères exploitants (Industrie, Transport, Tourisme...).

## COMPÉTENCE TERRITORIALE

Pour l'analyse de l'hydrosystème, la seule échelle logique est celle du bassin. L'administration chargée de ce suivi devrait donc avoir des prérogatives territoriales du type de celles des Agences Financières de Bassin. La question est de savoir si une telle mission est compatible avec les finalités actuelles de ces Agences. Leur objectif principal est d'assurer le maintien de la qualité des eaux pour des usages domestiques et industriels, mais si le maintien de la qualité de l'eau est une condition nécessaire à la richesse écologique des milieux aquatiques, ce n'est pas une condition suffisante : ainsi, si les réseaux de distribution d'eau potable véhiculent une eau généralement d'excellente qualité, tout le monde s'accordera sur le fait qu'ils n'ont aucune valeur biologique.

L'administration de bassin chargée des suivis à long terme ne doit donc surtout pas être chargée de missions contradictoires. Son seul objectif doit être le maintien d'un fonctionnement physique et biologique satisfaisant de l'hydrosystème. Sa structure doit être calquée sur celle du réseau hydrographique.

## COMPÉTENCE TECHNIQUE

La mission telle qu'elle est définie plus haut implique des connaissances approfondies sur le fonctionnement des écosystèmes fluviaux. La profession la plus à même de répondre à ce profil est celle d'Ingénieur Ecologue dans la mesure où ses connaissances en biologie sont centrées sur les relations entre les organismes et le milieu physique. Dans sa mission, elle devra bien sûr faire appel à quantité d'autres disciplines, et devrait pouvoir également s'appuyer sur la recherche scientifique.

Dans ce nouveau contexte, tel que nous venons de le définir, il reste à envisager comment pourrait s'inscrire la procédure d'étude d'impact.

Par principe, elle devrait toujours être à la charge du pétitionnaire. De même, sa réalisation pourra être confiée à un bureau d'étude disposant d'Ingénieurs Ecologues (ou équivalents). Au niveau du terrain, le bureau d'étude pourra se limiter à faire un descriptif précis des environs du site concerné par l'aménagement, car il disposera des informations collectées par l'administration de bassin pour replacer le site dans le contexte général de l'hydrosystème.

Les résultats de l'étude d'impact pourront être contrôlés correctement par l'administration de bassin puisqu'elle disposera alors en son sein des compétences techniques indispensables.

Si l'aménagement est autorisé, l'aménageur devra être tenu de faire un suivi permanent sur le site, l'administration de bassin se chargeant d'assurer la coordination des suivis de chaque aménagement.

Si ces propositions peuvent paraître simples dans leur formulation, il ne faut toutefois pas se cacher que leur application risque de se heurter à l'immobilisme structurel de toute administration en place, la France étant particulièrement réputée sur ce plan là. Il ne fait pas de doute que de telles réformes nécessiteraient un volontarisme à un niveau bien supérieur à celui d'un simple Secrétariat à l'Environnement, et l'on peut craindre que l'état actuel de dégradation de l'environnement, et notamment des hydrosystèmes, ne soit pas encore suffisant pour que l'on puisse espérer des progrès significatifs à court terme.

En conclusion, nous ferons remarquer que nous n'avons discuté de la validité des études d'impact en milieu fluvial qu'à travers leur seule composante hydrobiologique dans la mesure où c'est classiquement l'aspect le plus pris en compte dans la procédure, mais cette composante ne peut à elle seule préjuger de l'intérêt réel des aménagements. Celui-ci ne pourra être apprécié qu'à travers l'ensemble des autres composantes implicites de l'étude d'impact qui ne sont jusqu'à présent que peu abordées, voire pas abordées du tout. Or, en milieu fluvial, ces autres composantes posent également de redoutables problèmes d'espace et de temps (cf. notamment l'analyse de RICHARDOT-COULET, 1989, ou l'intéressante synthèse de SWALES, 1982, à propos des travaux de chenalisation).

## BIBLIOGRAPHIE

- AFIE, 1980.— Compte-rendu de la première Assemblée Générale le 26 Janvier 1980 à Paris : 6 p.
- AFIE, 1983.— Code déontologique relatif à la profession d'ingénieur ecologue. Annexe. *Bull. Liais AFIE*, 5 : 4 p.
- AFIE, 1985.— Etudes d'Impact : guide simplifié des procédures d'application. *Bull. Liais AFIE*, 14 : 53 p.
- AMOROS, D. & BRAVARD, J.P., 1985.— L'intégration du temps dans les recherches méthodologiques appliquées à la gestion écologique des vallées fluviales : l'exemple des écosystèmes aquatiques abandonnés par les fleuves. *Rev. fr. Sci. Eau*, 4 : 349-364.
- CARREL, G., 1986.— *Caractérisation physico-chimique du Haut-Rhône français et de ses annexes, incidences sur la croissance des populations d'alevins*. Thèse Univ. Lyon 1 : 185 p.
- FRUGET, J.F., 1989.— *L'aménagement du Bas-Rhône. Evolution du fleuve et influence sur les peuplements de macro-invertébrés benthiques*. Thèse, Univ. Lyon 1 : 481 p.
- LIKENS, G.E., 1989.— *Long term studies in ecology. Approaches and alternatives*. Springer Verlag, Berlin : 214 p.
- Ministère de l'Environnement, 1988.— *Pêche en eau douce et gestion des ressources piscicoles : législation, réglementation*. Paris : 370 p.
- NELVA, A., PERSAT, P. & CHESSEL, D., 1979 — Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 289D : 1295-1298.
- PERRIN, J.F., 1987.— Structures administratives compétentes dans le domaine de l'eau. In : *Les Ingénieurs Ecologues aujourd'hui : exemple de la filière eau*. *Bull. Liais AFIE*, 19 : 9-14.
- PERSAT, H., 1988.— *De la biologie des populations de l'Ombre commun Thymallus thymallus (L.1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français*. Thèse Univ. Lyon 1 : 223 p.
- PERSAT, H. & CHESSEL, D., 1989.— Typologie de distributions en classes de taille : intérêt dans l'étude des populations de poissons et d'invertébrés. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, 10(2) : 175-195.
- RICHARDOT-COULET, M., 1989.— La gestion de l'eau et les effets synergiques des activités humaines. *L'eau, l'industrie, les nuisances*, 217 : 51-53.
- ROUX A.L., 1984.— The impact of emptying and cleaning reservoirs on the physico-chemical and biological water quality of the Rhône downstream of the dams. In : *Regulated Rivers*, LILLEHAMMER A. & SALTVEIT S.J. éd., Oslo : 61-70.
- ROUX, A.L., BRAVARD, J.P., AMOROS, C. & PAUTOU, G., 1989.— Ecological changes of the French Upper Rhône River since 1750. In : *Historical change of large alluvial rivers : Western Europe*. PETTS G.E. éd., John Wiley & Sons : 323-350.
- SWALES, S., 1982.— Environmental effect of river channel works used in land drainage improvement. *J. Environ. Mgmt*, 14 : 103-126.
- WIENS, J.A., ADDICOTT, J.F., CASE, T.J. & DIAMOND, J., 1986.— Overview : the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. In : *Community ecology*. DIAMOND J. & CASE T.J. éd., Harper & Row, New York : 145-153.

## AVIFAUNE ET ALTÉRATIONS FORESTIÈRES. III. INCIDENCES AVIFAUNISTIQUES DES AMÉNAGEMENTS FORESTIERS : SUBSTITUTIONS *QUERCUS/PINUS* EN MILIEU SUBMÉDITERRANÉEN\*

Philippe LEBRETON & Jean-Pierre CHOISY

FRAPNA - Université LYON I - F 69622 Villeurbanne cedex

### SUMMARY (original scientific paper)

AVIFAUNA AND FOREST ALTERATIONS. III. EFFECTS OF FOREST MANAGEMENT ON BIRD LIFE : *QUERCUS/PINUS* SUBSTITUTIONS IN SUBMEDITERRANEAN ENVIRONMENTS.

A comparative study is presented, concerning the avifauna of natural (*Quercus pubescens*, *Pinus sylvestris*) or artificial (*Pinus nigra*) woodlands located at two bioclimatic levels (collinean and mountain levels), of Dtois, in Submediterranean France. Natural elevation, as well coniferous afforestation (at the collinean level), induce a significant fall in the bird life values : respectively, -23 and -35 % for the number of species, -18 and 31 % for the number of individuals. The same is true with dense substitution by Black pine of Scot pine at the mountain level : -12 % for the number of species. Nevertheless, the clearing of Black pine has a very positive influence upon the bird life : +42 % for the number of species, and even +26 % in comparison with the natural Scot pine forest. This result shows that the negative impact of coniferous afforestation is probably not due to the identity of the tree species, but rather to the forestal practice, which determines density and regularity of woodlands, opposed to biological diversity. The present work leads therefore to conclusion of both funda-

### RÉSUMÉ (travail original)

Une étude comparative de l'avifaune de bouséments naturels (*Quercus pubescens*, *Pinus sylvestris*) et artificiels (*Pinus nigra*) a été conduite dans deux étages bioclimatiques (collinéen et montagnard, du Dtois (France subméditerranéenne). L'étagement naturel, comme l'enrésinement collinéen, se traduisent par une baisse significative de la qualité avifaunistique (respectivement -23 et -35 % sur le nombre d'espèces, -18 et -31 % sur le nombre d'individus). Il en est de même de la substitution dense du Pin noir au Pin sylvestre dans l'étage montagnard (-12 % sur le nombre d'espèces). Néanmoins, l'exemple très positif de la pratique d'éclaircies des peuplements de Pin noir (nombre d'espèces : +42 % par rapport au peuplement très dense, +26 % par rapport au peuplement naturel de Pin sylvestre, montre que l'impact négatif de l'enrésinement ne réside probablement pas tant dans la nature des essences que dans les modalités de plantation et d'entretien (ouverture et irrégularité des bouséments), génératrices de diversité biologique. Cette conclusion présente un double intérêt, fondamental (compréhension de la structure des écosystèmes) et appliqué (optimisation de la gestion forestière).

**MOTS CLÉS** Enrésinement (Chêne pubescent - Pin sylvestre / Pin noir), hétérogénéité et densité arborées, impact avifaunistique

Malgré certains progrès, le problème de l'impact de la sylviculture considérée comme aménagement du milieu naturel reste posé. Les raisons fondamentales en sont de deux ordres : choix des descripteurs de la végétation ; relations entre ceux-ci et les paramètres de peuplements animaux, dont l'avifaune représente une fraction aisément accessible et convenablement indicatrice.

Nous soulevons ici le cas de deux espèces peu étudiées du classique couple holarctique *Quercus/Pinus* : le Chêne pubescent *Q. pubescens* Willd., qui connaît depuis quelques décennies une véritable réhabilitation dans le sud de la France, et le Pin noir d'Autriche *P. nigra* Arn. ssp. *austriaca* A. & G., largement utilisé en reboisement, notamment dans les mêmes régions, depuis un siècle environ.

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.I.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990.

## MILIEU ET MÉTHODES

LOCALISATION DES STATIONS  
ET TRAITS GÉNÉRAUX DU CLIMAT

Les milieux étudiés sont situés dans la moyenne vallée de la Drôme, près de Die (44°45 lat. N ; 5°23 long. E). Nous sommes assez nettement au nord du biome méditerranéen, mais des influences méridionales sont parfaitement perceptibles. A Dieulefit (à 400 m d'altitude et à 35 km en direction S.O.), les principaux paramètres climatiques sont les suivants : température minimale moyenne de janvier - 0,5°C, température maximale de juillet +28,8°C, température annuelle moyenne +12,7°C. Il y a 65 jours de gel et 2500 heures d'insolation par an. Le quotient pluviométrique de juillet est égal à 1,70. On parlera donc de situation bioclimatique « subméditerranéenne » (péri- ou

circum-méditerranéenne serait plus opportun), pour une région que le géographe BENEVENT a qualifiée de « zone de transition à tendance méditerranéenne », en direction du biome médio-européen. Ce caractère est renforcé par un substrat calcaire favorable à plusieurs titres aux deux espèces arborées évoquées. La localisation et la cote de chaque groupe de stations figurent dans le tableau I.

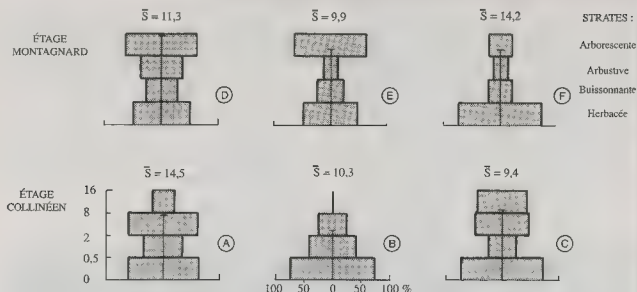
## DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

Les deux formations naturelles sont, à l'étage collinéen, la chênaie pubescente et, à l'étage montagnard, la pinède à *Pinus sylvestris*. A l'étage collinéen, la formation de référence peut être traitée en taillis (dégradé) ou enrésinée (Pin noir, peuplement dense). A l'étage montagnard, la formation de référence peut être enrésinée (Pin noir peuplement très dense), avec dépressage ultérieur (peuplement éclairci).

TABLEAU I — Paramètres écologiques des milieux forestiers étudiés.

*Ecological parameters of the woodlands here studied*

| FORMATION                                             | Chêne pubescent<br>Réf. A    | Chêne pubescent<br>Taillis B                 | Pin noir<br>Collinéen<br>dense C   | Pin sylvestre<br>Réf. D                         | Pin noir<br>Montagnard<br>très dense E                 | Pin noir<br>Montagnard<br>éclairci F       |
|-------------------------------------------------------|------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------------------|
| LOCALITÉ ET COORDONNÉES<br>DIOIS (France)             | Saou<br>44°39' N<br>05°04' E | Aurel et<br>S Benoît<br>44°40' N<br>05°17' E | Boulc<br>-<br>44°38' N<br>05°33' E | Espenel et<br>S' Benoît<br>44°40' N<br>05°15' E | Aix et<br>Montmaur<br>en Diois<br>44°42' N<br>05°24' E | Aix et<br>Montmaur<br>44°42' N<br>05°24' E |
| ALTITUDE (m)                                          | 625(70)                      | 685(80)                                      | 520(85)                            | 1160(55)                                        | 1025(150)                                              | 1060(50)                                   |
| ÉTAGE BIOCLIMATIQUE                                   | collinéen                    | collinéen                                    | collinéen                          | montagnard                                      | montagnard                                             | montagnard                                 |
| EXPOSITION                                            | Sud                          | -                                            | NE/SE                              | -                                               | Sud                                                    | Sud (SE)                                   |
| HAUTEUR TOIT (en m)                                   | 7,4(1,9)                     | 3,0(0,9)                                     | 8,4(1,5)                           | 14,6(2,1)                                       | 10,4(1,5)                                              | 10,4(1,7)                                  |
| RECÈLEMENT (%)                                        |                              |                                              |                                    |                                                 |                                                        |                                            |
| STRATE ARBORÉE                                        | 19(27)                       | (+)                                          | 44(37)                             | 63(16)                                          | 64(30)                                                 | 21(13)                                     |
| " ARBUSTIVE                                           | 61(20)                       | 25(20)                                       | 46(32)                             | 36(28)                                          | 22(31)                                                 | 13(06)                                     |
| " BUISSONNANTE                                        | 34(06)                       | 42(18)                                       | 25(06)                             | 28(11)                                          | 09(06)                                                 | 21(19)                                     |
| " HERBACÉE                                            | 62(20)                       | 74(11)                                       | 72(19)                             | 50(34)                                          | 48(30)                                                 | 74(14)                                     |
| FELICILS (%)                                          | 96(04)                       | 97(07)                                       | (+)                                | 19(13)                                          | 0                                                      | (+)                                        |
| AUTRES ESPÈCES                                        | Pin sylv., Buis.<br>Callune  | Buis. Pins,<br>Amélanch.                     | Chêne, Buis.<br>Amélanch           | Hêtre,<br>Buis                                  | Divers                                                 | Cytisus aubour<br>et sessilif.             |
| SURFACE TERRIERE G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> ) | 20,8(4,7)                    | 12,2(6,0)                                    | 22,5(5,9)                          | 23,0(4,8)                                       | 32,8(6,5)                                              | 12,6(3,4)                                  |
| ESPACEMENT MOYEN ENTRE TRONCS (dm)                    | 12,9(1,7)                    | 15,2(4,1)                                    | 20,2(3,4)                          | 16,5(3,4)                                       | 17,9(4,1)                                              | 41,0(7,0)                                  |
| COEFFICIENT DE VARIATION<br>ESPACEMENT-TRONCS (%)     | 78(13)                       | 73(19)                                       | 41(09)                             | 67(13)                                          | 40(10)                                                 | 53(08)                                     |
| COEFFICIENT DE HART-BECKING                           | 1,74                         | 5,07                                         | 2,40                               | 1,13                                            | 1,65                                                   | 3,94                                       |



Stratification of the studied woodlands

Les descripteurs de la végétation (TABLEAU I et FIG. 1) ont été définis dans un travail antérieur (LEBRETON *et al.*, 1987), en particulier la distance moyenne entre troncs et son coefficient centésimal de variation ; ce dernier est le rapport de l'écart-type à la moyenne des distances entre troncs, déterminées sur 50 arbres (diamètre supérieur ou égal à 7,5 cm à 1,3 m de hauteur, comme pour la surface terrière) : à partir du premier arbre, la distance est mesurée à son plus proche voisin, ainsi de suite et sans retour à l'arbre précédent. Un indice du même type a été proposé, indépendamment, par ROTH (1976).

#### DESкриТЕУRS AVIFAUNISTIQUES

Conformément à BLONDEL *et al.* (1970), nous avons utilisé la technique des I.P.A. (Indices Ponctuels d'Abondance), fournissant richesse spécifique  $S$  et densité apparente  $D$ . Les I.P.A. peuvent être également convertis en présence/absence et de là, en fréquences stationnelles  $F$ . Un rapport technique (FRAPNA, 1988) donne toutes informations d'ordre ornithologique et statistique.

Le tableau II rapporte les valeurs moyennes d'I.P.A. pour l'ensemble des espèces (constantes + accessoires, fréquence générale supérieure ou égale à 5 %) dans les 6 milieux étudiés, à raison de 16 stations par milieu, pour moitié en 1986 et 1987. Il n'y a pas d'effet-année bien sensible, excepté pour le Troglodyte et dans une moindre mesure, pour le Rougegorge.

#### DISCUSSION DES RÉSULTATS

##### AU NIVEAU ORNITHOLOGIQUE

##### Étagement

La comparaison des deux peuplements de référence, collinéen A et montagnard D, permet de juger de l'effet du phénomène naturel d'étagement. La richesse spécifique moyenne  $S$  passe de  $14,5 \pm 1,7$  à  $11,3 \pm 1,2$  espèces par station (variation : -23 % ;  $p < 0,001$ ), l'abondance de  $19,4 \pm 3,2$  à  $15,9 \pm 1,8$  couples (variation : -18 % ;  $p = 0,001$ ). Le phénomène n'a rien de surprenant, des baisses du même ordre ayant été observées au Ventoux (de  $11,5$  à  $7,0$  espèces entre 400 et 1600 m ; BLONDEL *et al.*, 1978) et en Maurienne (-2,3 espèces par 600 m ; BROYER *et al.*, 1983). Malgré la présence de feuillus en pinède, la substitution des résineux aux feuillus s'accompagne de phénomènes compensatoires ; il y a chute des Mésanges charbonnière, bleue, nonnette et à longue queue, mais progression des Mésanges noire et huppée. Un noyau d'ubiquistes denses demeure, dont des Turdidés : Rougegorge, Merle noir, Grive musicienne.

##### Substitution d'essences

Les comparaisons sont faites au sein d'un même étage.

##### Étage collinéen

L'enrésinement du Chêne pubescent (A) par le Pin noir (dense, C) se traduit par une baisse importante de la

qualité avifaunistique : -35 % pour la richesse (de 14,5 +/- 1,7 à 9,4 +/- 2,0 espèces ;  $p < 0,001$ ) ; -31 % pour l'abondance (de 19,4 +/- 3,2 à 13,4 +/- 3,4 couples ;  $p < 0,001$ ). Comme dans la substitution naturelle consécutive à l'étagement, des « glissements » sont observés au sein des Paridés : la physiognomie végétale est manifestement en cause. Les Sylviidés sont en baisse, phénomène éventuellement lié à la composition des strates buissonnantes et arbustives (TABLEAU I). Si le Pinson et le Rougegorge résistent, la Grive musicienne en baisse, et la Grive draine en hausse, connaissent un chassé-croisé significatif ( $p < 0,005$ ).

### Étage montagnard

La substitution du Pin sylvestre (D) par le Pin noir (très dense, E) se traduit par une baisse plus modérée (-12 % pour la richesse, -4 % pour l'abondance) de la qualité avifaunistique ; la différence de richesse : 11,2 +/- 1,2 vs. 9,9 +/- 1,9 espèces, reste significative ( $p = 0,04$ ). Douze espèces (Pigeon ramier, Pic épeiche, Turdidés, Paridés) restent constantes, et seuls le Bouvreuil ( $p < 0,01$ ) et le Pouillot véloce ( $p < 0,001$ ) connaissent une baisse significative.

Les deux formations présentant des physiognomies et des conditions écologiques voisines, seule la densité du peuplement arboré paraît à mettre en cause (surface

TABLEAU II Paramètres ornithologiques et avifaunistiques des milieux forestiers étudiés.

*Birdlife parameters of the woodlands here studied*

| FORMATION                  | Chêne pubescent<br>Réf. A | Chêne pubescent<br>Taillis B | Pin noir<br>Collinéen<br>dense C | Pin sylvestre<br>Réf. D | Pin noir<br>Montagnard<br>très dense E | Pin noir<br>Montagnard<br>éclairci F |
|----------------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------|
| richesse moyenne S         | 14,5(1,7)                 | 10,3(2,2)                    | 9,4(2,0)                         | 11,3(1,2)               | 9,9(1,9)                               | 14,2(2,2)                            |
| richesse totale St         | 27                        | 22                           | 22                               | 22                      | 20                                     | 29                                   |
| abondance D IPA            | 19,4(3,2)                 | 14,0(2,0)                    | 13,4(3,4)                        | 15,9(1,8)               | 15,3(2,7)                              | 18,8(2,7)                            |
| 1. Pigeon ramier           | 0,69                      |                              | -                                | 0,42                    | 0,50                                   | 0,50                                 |
| 3. Pic vert                | 0,42                      | -                            |                                  | 0,19                    |                                        | 0,25                                 |
| 4. Pic noir                | 0,19                      |                              |                                  | 0,13                    | 0,19                                   | 0,19                                 |
| 5. Pic épeiche             | 0,75                      | 0,25                         | -                                | 0,13                    | 0,19                                   | 0,13                                 |
| 8. Pipit des arbres        | -                         | 0,69                         | -                                |                         |                                        | 1,13                                 |
| 9. Troglodyte              | 0,69                      | 0,25                         | 1,06                             | 0,43                    | 0,44                                   | 0,94                                 |
| 10. Acc. mouchet           | -                         | 0,19                         | -                                | -                       | 0,25                                   | 0,50                                 |
| 12. Rougegorge             | 1,56                      | 1,00                         | 1,31                             | 1,63                    | 1,50                                   | 1,63                                 |
| 14. Merle noir             | 1,44                      | 1,50                         | 0,81                             | 1,00                    | 1,50                                   | 0,94                                 |
| 15. Grive musicienne       | 0,69                      | 0,13                         | 0,13                             | 0,63                    | 0,56                                   | 0,25                                 |
| 16. Grive draine           | 0,13                      | 0,38                         | 0,81                             | 0,94                    | 0,56                                   | 0,69                                 |
| 17. Fauvette des jardins   | 0,44                      |                              | 0,13                             | 0,06                    | -                                      | 0,13                                 |
| 18. Fauvette tête noire    | 0,63                      | 0,63                         | 0,31                             | 0,19                    | 0,25                                   | 0,88                                 |
| 21. Pouillot véloce        | 2,25                      | 0,56                         | 0,50                             | 1,19                    | 0,25                                   | 0,56                                 |
| 22. P. de Bonelli          | 0,56                      | 1,25                         | 0,31                             | -                       | 0,06                                   | 0,06                                 |
| 24. R. triple bandeau      | 0,50                      | -                            | 0,75                             | 0,94                    | 1,00                                   | 0,44                                 |
| 25. Mésange longue queue   | 0,31                      | 0,19                         | 0,06                             |                         | -                                      | -                                    |
| 26. Mésange nonnette       | 0,44                      |                              |                                  | 0,06                    | -                                      | -                                    |
| 27. Mésange huppée         | 0,50                      | 0,13                         | 0,69                             | 1,13                    | 1,13                                   | 0,94                                 |
| 28. Mésange noire          | 0,69                      | -                            | 1,81                             | 2,13                    | 2,38                                   | 1,50                                 |
| 29. Mésange bleue          | 1,00                      | 0,44                         |                                  | -                       | -                                      | -                                    |
| 30. Mésange charbonnière   | 1,13                      | 1,44                         | 0,06                             | -                       | -                                      |                                      |
| 31. Sittelle               | 0,44                      | -                            | 0,06                             | 0,31                    |                                        | -                                    |
| 32. Grimpereau des jardins | 0,69                      |                              | 0,62                             | 0,13                    | 0,38                                   | 0,38                                 |
| 33. Bruant ortolan         |                           | 0,63                         | -                                | -                       | -                                      |                                      |
| 34. Bruant fou             | 0,06                      | 0,38                         | 0,31                             | 0,06                    |                                        | 0,94                                 |
| 35. Pinson des arbres      | 2,00                      | 2,38                         | 2,75                             | 3,06                    | 3,19                                   | 3,00                                 |
| 38. Bec-croisé             | -                         |                              | 0,44                             | 0,44                    | 0,75                                   | 1,13                                 |
| 39. Bouvreuil              | 0,19                      |                              | 0,19                             | 0,50                    | 0,06                                   | 0,06                                 |
| 40. Geai                   | 0,88                      | 0,81                         | 0,06                             | 0,06                    | 0,25                                   | 0,63                                 |

terrière G :  $23,0 \pm 5,6$  vs.  $32,2 \pm 6,3$  m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>), avec baisse accusée des strates arbustives et buissonnantes chez le Pin noir. Ce phénomène rappelle le passage du Sapin (indigène) à l'Épicéa (artificiel) à l'étage montagnard du Beaujolais (LEBRETON & PONT, 1987).

### Traitements forestiers

Les comparaisons sont faites au sein d'un même étage et d'une même formation.

### Étage collinéen

La comparaison concerne le passage du taillis sous « fûtaie » de Chêne pubescent (A) au taillis (dégradé, B) de la même essence ; on ne peut même plus parler de « boisement », la hauteur moyenne du « toit » de la végétation passant de 7,4 à 3,0 m seulement. Le recouvrement des strates arborées, et même arbustives, diminue fortement, tandis qu'augmente corrélativement le recouvrement des strates buissonnantes et herbacées (TABLEAU I, FIG. 1).

La richesse est en baisse de 29 % ( $14,5 \pm 1,7$  vs  $10,3 \pm 2,2$  espèces ;  $p < 0,02$ ), l'abondance de 28 % ( $19,4 \pm 3,2$  vs.  $14,0 \pm 2,0$  couples ;  $p < 0,06$ ). Les « grosses » espèces (Ramier, Pic) disparaissent, de même que les corticoles stricts (Sittelle, Grimpereau des jardins). Il y a chassé croisé pour les Pouillots véloce (en baisse) et de Bonelli (en hausse). L'ouverture de la strate arborée permet l'apparition du Pipit des arbres, et celle des Bruants ortolan et fou (cf. ci-dessous à propos de l'éclaircissement du Pin noir).

### Étage montagnard

Il s'agit du dépressage des plantations de Pin noir (E) conduisant aux peuplements éclaircis (F) ; les surfaces terrières moyennes passent de  $32,8 \pm 6,3$  à  $12,6 \pm 3,4$  m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> ! Comme pour le traitement en taillis, il en résulte une montée des strates buissonnantes et herbacées (TABLEAU I, FIG. 1).

L'effet ornithologique est spectaculaire, avec +42 % pour la richesse (de  $9,9 \pm 1,9$  à  $14,2 \pm 2,2$  espèces ;  $p < 0,001$ ) et +23 % pour l'abondance (de  $15,3 \pm 2,7$  à  $18,8 \pm 2,7$  couples ;  $p = 0,005$ ). Si le Pinson et les Turdides, une fois de plus, restent sensiblement stables ou sont en légère baisse, sept espèces sont en hausse ou apparaissent dont la Fauvette à tête noire ( $p = 0,002$ ), le Bec-croisé ( $p = 0,03$ ), le Geai ( $p < 0,01$ ), le Troglodyte ( $p < 0,02$ ) ; le Bruant fou et le Pipit des arbres témoignent d'un véritable « effet de lisière interne » par ouverture du milieu, comme dans le traitement en taillis de la chênaie. La Mésange noire - que ne rebutent pas les peuplements serrés (cf. pinède noire collinéenne) - perd en revanche 37 % de ses effectifs ( $p < 0,01$ ), ainsi que le Roitelet triple-bandeau (-56 % ;  $p < 0,02$ ).

Ainsi éclaircie, la pinède montagnarde à Pin noir prend même une valeur ornithologique supérieure à celle de la Pinède sylvestre, référence naturelle du même étage : +26 % pour la richesse ( $14,2 \pm 2,2$  vs.  $11,3 \pm 1,2$  espèces ;  $p < 0,001$ ) et +18 % pour l'abondance ( $18,8 \pm 2,4$  vs.  $15,9 \pm 1,8$  couples ;  $p = 0,001$ ). On note des « mouvements divers » équilibrés, avec 7(8) hausses de la

FIG. 2 — Richesse avifaunistique des formations forestières étudiées

Birdlife richness of the studied woodlands.

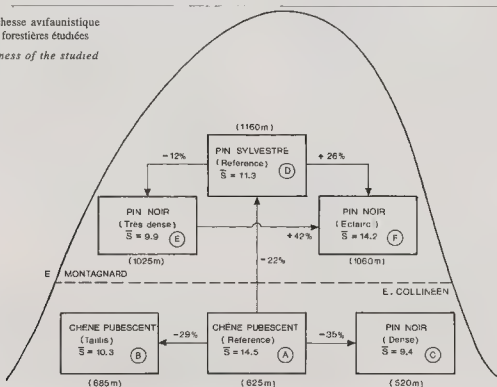


TABLEAU III — Corrélations (linéaires) entre richesse ornithologique et paramètres forestiers.

Correlations (linear) between birdlife richness and forest parameters.

| RICHESSSE SPÉCIFIQUE |                                             |        |          |
|----------------------|---------------------------------------------|--------|----------|
|                      |                                             | r      | p        |
| S                    | vs Espacement des troncs                    | -0,241 | 0,04     |
|                      | vs Recouvrement de la strate arborée        | -0,389 | < 0,001  |
|                      | vs Surface terrière (G)                     | -0,441 | < 0,001  |
|                      | vs Coeff. Var. Espacement des Troncs (CVET) | +0,495 | < 0,001  |
|                      | vs (CVET + G)<br>59 % 41 %                  | 0,584  | << 0,001 |
| RECROUVREMENT        |                                             |        |          |
| Strate arborée       | vs Strate herbacée                          | -0,450 | < 0,001  |
| Richesse spécifique  | vs Strate herbacée                          | -0,136 | > 0,10   |

Pinède sylvestre à la Pinède noire éclaircie - dont le Pipit des arbres, la Fauvette à tête noire, le Bruant fou -, 9 stagnations - dont les Pics, trois Turridés et le Pinson -, et 6 baisses - dont le Pouillot véloce, le Roitelet triple-bandeau et la Mésange noire-.

#### AU NIVEAU AVIFAUNISTIQUE

Écartant le cas particulier du taillis de Chêne pubescent, la discussion portera néanmoins ici sur deux physiologies végétales et deux étages bioclimatiques ; une telle situation est plus complexe que celle étudiée dans le Haut-Beaujolais : une même physiologie (Abiotoïdées), un seul étage (montagnard). Des deux indices avifaunistiques : richesse (spécifique) et abondance (individuelle), d'ailleurs fortement liés, le premier sera mis à contribution, plus fiable et généralement mieux corrélé aux paramètres de milieu.

D'emblée, cette richesse apparaît corrélée négativement, aux divers paramètres rendant compte de la « compacité » du milieu forestier : surface terrière ( $r = -0,441$  ; d.d.l. = 78 ;  $p < 0,001$ ), recouvrement arboré ( $r = -0,389$  ;  $p < 0,001$ ), et même espacement moyen des troncs ( $r = -0,241$  ;  $p = 0,04$ ) ; hauteur moyenne des peuplements et coefficient de HART-BECKING sont par contre inopérants (FIG. 2). De manière botaniquement logique, il y a corrélation négative entre les taux respectifs de recouvrement des strates arborées et herbacées ( $r = -0,450$  ;  $p < 0,001$ ), mais cette dernière est inactive vis à vis de l'avifaune ( $r = -0,136$  ;  $p > 0,10$ ) ; la strate arborée est donc bien directement en cause, d'autant qu'elle est fortement, et logiquement, corrélée à la surface terrière ( $r = +0,451$ ) (TABLEAU III).

Nous retrouvons donc - et les amplifions - les premières conclusions tirées de la situation (simple) du Beaujolais (LEBRETON *et al.*, 1987). De plus - comme en Beaujolais encore - le meilleur prédicteur de l'avifaune est bien ici le coefficient de variation d'espacement des troncs ( $r = +0,495$  ;  $p < 0,001$ ) : un boisement est d'autant plus attractif pour l'avifaune qu'il est plus irrégulier, en fait plus naturel (FIG. 3). Il y a partiellement redondance de ce paramètre avec la surface terrière ( $r = -0,293$ ,  $p = 0,01$ ) : un peuplement arboré a d'autant plus de chances d'être régulier qu'il est serré, situation rencontrée à double titre dans la plupart des plantations artificielles.

En fin de compte, un boisement est d'autant moins attractif pour l'avifaune qu'il est à la fois dense et régulier, ce que confirme et précise une régression linéaire sur les deux variables : le coefficient de corrélation  $r$  monte à 0,584 ( $p < 0,001$ ), avec sensiblement 60 % de responsabilité pour CV (Esp.) et 40 % pour G. La valeur-seuil au delà de laquelle la dépression ornithologique devient manifeste peut être fixée ici à 25 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> pour la surface terrière (il n'y a aucune station avec moins de 9 espèces aviennees en dessous de 20 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, et aucune avec plus de 15 au delà de 27 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), alors qu'il s'agissait de 29 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> dans le Haut-Beaujolais. Pour le coefficient de variation de l'espacement, le seul critique est ici un peu plus sévère qu'en Beaujolais : 0,45 contre 0,35 (toutes les stations du Diois avec moins de 9 espèces sont situées en dessous de cette valeur ; il n'y a pas de station avec plus de 14 espèces en dessous de la valeur 0,53) (FIG. 2 et 3).

Ce traitement quantitatif, aussi satisfaisant qu'il puisse paraître au titre de « modèle », doit être néanmoins nuancé : une partie de la richesse ornithologique de la Pinède sylvestre naturelle est peut-être due à sa proportion non négligeable de feuillus (Hêtre *Fagus sylvatica* L.), génératrice de diversité physiologique. Il conviendrait en outre de saisir comment l'oiseau se montre sensible à l'hétérogénéité (et à l'ouverture) des peuplements arborés : de manière directe, éthologique, ou indirecte, écologique : des plages alternativement et irrégulièrement lumineuses ou obscures sont-elles à même de conditionner les comportements de parade, ou de chasse ? Induisent-elles des mosaïques végétales retentissant à leur tour sur l'entomofaune, donc sur la composante alimentaire des niches écologiques ?

#### CONCLUSION

L'étude comparative de formations forestières, feuillues ou résineuses, naturelles ou artificielles, du Diois, a montré que leur qualité avifaunistique est déterminée au premier chef par la combinaison de deux paramètres directement soumis à la sylviculture : l'ouverture et l'hétérogénéité des peuplements arborés. Ce n'est donc pas tant la nature de l'essence favorisée par le forestier que l'on

doit rendre responsable de la péjoration faunistique généralement attribuée à l'enrésinement, que la structure et la physionomie végétales résultant de la gestion associée à celui-ci.

Un aménagement acceptant de « sacrifier » les deux tiers des résineux introduits (station D et F comparées) parvient même à faire « mieux que la nature », du moins

au plan quantitatif. Cette remarque n'engage nullement les floristes et les entomologistes, dont les disciplines connaissent sans doute d'autres régulations de la qualité-biologique. D'un point de vue strictement ornithologique, on prendrait presque le pari qu'un dépressage opportun des pinèdes à Pin sylvestre leur permettrait de (re)gagner le premier rang ; elles ne sont d'ailleurs peut-être pas aussi

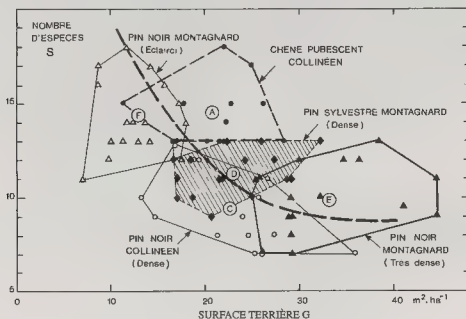


FIG. 3 — Relation entre surface terrière et richesse avifaunistique.

*Relationship between forest density and birdlife richness.*

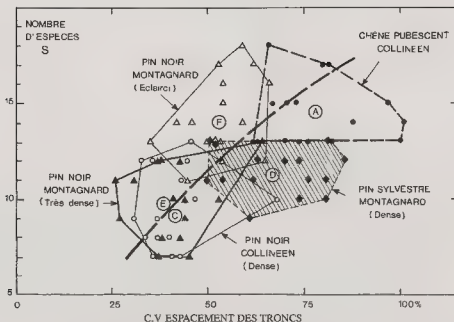


FIG. 4 — Relation entre hétérogénéité forestière et richesse avifaunistique.

*Relationship between forest heterogeneity and birdlife richness*

« naturelles » que cela, comme permettent de le penser les valeurs de leur surface terrière (assez élevées), de l'espace moyen des troncs (plutôt faibles), voire même du taux de recouvrement de leur strate arborée.

Quoi qu'il en soit, outre la valeur du paramètre « Coefficient de variation de l'espacement des troncs » et des seuils référentiels numériquement définis pour celui-ci et pour la surface terrière, ce constat confirme l'importance des impacts sylvicoles, qui semblent donc avant tout dépendre de deux facteurs : taux d'ouverture et d'irrégularité des boisements. On confirme ainsi très nettement la nocivité écologique des plantations résineuses régulières et serrées, telles qu'elles sont trop souvent pratiquées dans notre pays, faute d'intérêt et/ou de moyens adéquats.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du contrat SRETIE/FRAPNA n° 85-182.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B., 1970.— La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par « station d'écoute » *Alauda*, XXXVIII : 55-71.
- BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B., 1973.— Avifaune et Végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, XXXXI : 63-84.
- BLONDEL, J., DAVID, P., LEPART, J. & ROMANE, F., 1978.— L'avifaune du Mont Ventoux. Essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre Vie*, suppl. 1 : 111-145.
- BROYER, J., LEBRETON, Ph. & TOURNIER, H., 1983.— Les enseignements d'un transect ornithologique en Maurienne. *Trav. sci. P N Vanoise*, XIII : 183-210.
- FRAPNA, 1988.— Avifaune et Altérations forestières. Compte-rendu final d'activités, administratif et technique. 32 pages + tableaux ; janvier 1988. Contrat SRETIE n° 85-182.
- LEBRETON, Ph. & PONT, B., 1987.— Avifaune et Altérations forestières. I. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Considérations générales. *Acta Oecol. Oecol. Gener.*, 8 : 227-235.
- LEBRETON, Ph., BROYER, J. & PONT, B., 1987.— Avifaune et Altérations forestières. II. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales Végétation/Avifaune. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 4 : 71-81.
- LHERITIER, J.N., DEBUSSCHE, M. & LEPART, J., 1979.— L'avifaune nicheuse des reboisements de Pin noir du Causse Méjean. *Ois. Rev. Fr. Ornith.*, 49 : 185-211.
- ROTH, R.R., 1976.— Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57 : 773-782.

## LES LANDES À ÉRICACÉES (CALLUNAIES, RHODORAIES) ET LES VITESSES DE TRANSFORMATION DES PAYSAGES VÉGÉTAUX EN MONTAGNE (Massif Central et Alpes)\*

B. DOCHE, V. POMMEYROL, J.P. PELTIER

Université Joseph Fourier, Grenoble I - Laboratoires d'Ecologie Végétale -  
Equipe « Dynamique des populations et des paysages végétaux en montagne » B.P. 53 X - F 38041 Grenoble cedex

### SUMMARY (review paper)

THE ERICACEAE HEATHLANDS (*CALLUNA VULGARIS*, *RHODODENDRON FERRUGINEUM*) AND RATES OF THE CHANGES IN THE PLANT COVER.  
A suitable knowledge of processes and rates of the changes in the plant cover is necessary to establish prospects for mountain development.  
Two examples of plant successions which depend on *Calluna vulgaris* (Massif Central) and *Rhododendron ferrugineum* (Alps) heathlands illustrate this purpose. The oldest heathlands constitute only rare plant communities. they are of great interest (biologic and scientific)

**KEY WORDS :** Vegetation dynamics-Heathland, *Calluna vulgaris*, *Rhododendron ferrugineum* - Inhibition.

### RÉSUMÉ (article de synthèse)

Deux exemples de colonisation organisés autour de lande à *Calluna vulgaris* (Massif Central, et à *Rhododendron ferrugineum* (Alpes) illustrent la nécessité de bien connaître les processus et les vitesses de transformation de ces groupements avant d'établir des scénarios prévisionnels indispensables à l'aménagement. Quelques landes très âgées sont des communautés végétales rares, d'un grand intérêt biologique et scientifique.

**MOTS CLÉS :** Dynamique végétation - Lande, *Calluna vulgaris*, *Rhododendron ferrugineum* - Inhibition.

## INTRODUCTION

La déprise agricole se manifeste par la succession d'écosystèmes à durée de vie déterminée à la fois par les conditions environnementales et par des caractéristiques intrinsèques aux communautés végétales en place.

En montagne, en l'absence de perturbation, les conditions édaphiques, climatiques permettent parfois aux populations d'Éricacées d'envahir massivement le terrain. Dans l'environnement immédiat des sites, la présence de ligneux offensifs capables de concurrencer rapidement ces populations facilite généralement le déroulement des successions, c'est-à-dire l'installation d'un stade forestier. En leur absence, les populations d'Éricacées peuvent édifier des groupements phytosociologiquement stables, résistant temporairement à la colonisation.

Des successions organisées autour de Callunaies montagnardes dans le Massif Central et de Rhodoraies subalpines dans les Alpes illustrent parfaitement ces processus qu'il est nécessaire de mieux connaître si l'on désire prendre en compte, dans l'aménagement, les potentialités d'évolution des milieux naturels.

## MÉTHODES D'ÉTUDE

### RÉALISATION D'UNE CARTE DES CHRONOSÉQUENCES VÉGÉTALES

Ce document visualise l'évolution du couvert végétal depuis la date de la première mission de photographies aériennes disponible sur le site. Les clichés aériens les

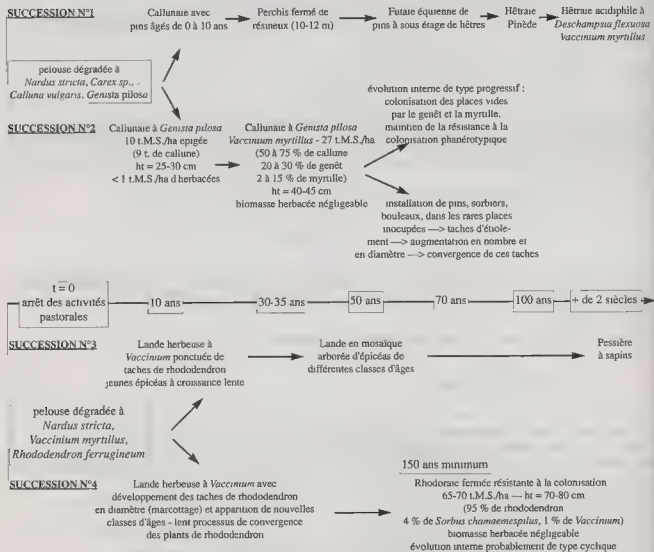
\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.I.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989) Acceptée pour publication le 24 septembre 1990

plus récents sont étonnés par la « vérité terrain » après étude des caractéristiques floristiques et structurales des groupements végétaux. Grâce aux autres missions aériennes disponibles, il est possible de reconstituer l'évolution du tapis végétal sur chaque parcelle et dans son environnement immédiat.

Le principe de cette cartographie consiste ensuite à regrouper toutes les parties du territoire sur lesquelles se sont succédés à la même vitesse et dans un intervalle de temps donné les mêmes ensembles de groupements végétaux ; c'est la notion de **chronoséquence**.

La réalisation d'un tel document complète la connaissance des successions en précisant les processus et les vitesses de transformation des phytocénoses (FIG. 1) ; elle facilite le repérage de groupements transitoires, physionomiquement stables depuis au minimum 40-50 ans, époque des premières missions de photographies aériennes. La carte (FIG. 2) visualise les chronoséquences végétales sur une période de 52 ans dans l'étage subalpin du Massif du Taillefer (Alpes) ; les secteurs non forestiers qui, en l'absence de perturbations majeures, apparaissent stables, sont ensuite étudiés en détail sur le terrain.

a — Cas des Callunales de l'étage montagnard granitique de Margeride (Massif Central : 1000 à 1200 m)



b — Cas des Rhodoraies sur amphibolites de l'étage subalpin du Taillefer (Alpes : 1800 à 2000 m)

FIG. 1 — Successions végétales organisées autour de deux types de landes à Ericacées.  
The plant successions which depend on two types of Ericaceae heathlands.

### CARACTÉRISATION DES LANDES AGÉES

Elle est réalisée par des mesures de biomasse épigée après compartimentage afin d'étudier la distribution verticale de cette phytomasse. Pour chaque type de lande, la méthode destructrice est employée sur 1 m<sup>2</sup> pris au hasard, opération renouvelée cinq fois. Un relevé floristique et un relevé linéaire (méthode des points alignés, GOUNOT, 1969) renseignent sur la composition botanique et sur la distribution horizontale des espèces. La stratification verticale est obtenue en mesurant la hauteur des ligneux le long du transect.

Dans les callunaies, l'âge est assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage car la population rejette de souche. Pour les rhodoraies, l'âge est donné par comptage des cerneaux sur les tiges de plus gros diamètre.

### PROCESSUS ET VITESSES D'INSTALLATION DE LANDES À ÉRICACÉES DEVENANT RÉSISTANTES À LA COLONISATION

En règle générale, la colonisation par les Éricacées résulte d'une régression des activités pastorales, puis du maintien d'un pâturage extensif permettant parfois d'accroître lentement la densité de la population d'Éricacée tout en inhibant son développement vertical. Les techniques pastorales (fauche, incendie) permettent, en cas de non maîtrise des ligneux bas, d'éliminer la phytomasse épigée et de favoriser ainsi, pendant quelques années, le développement des herbacées avant que le groupement chaméphytique ne se referme en rejetant de souche.

### EXEMPLE DES CALLUNAIES SUR LES GRANITES DE MARGERIDE (MASSIF CENTRAL)

Les populations transitoires de *Pinus sylvestris*, plus rarement de *Cytisus scoparius*, participent jusqu'à 1200-1300 m d'altitude à l'évolution rapide de ces landes en les concurrençant phytiquement. C'est l'absence de ces populations dans le proche environnement des jeunes callunaies qui permet, en 15-20 ans, l'édification d'une lande structurée, défensive. Les deux successions (Fig. 1a) constituent les extrémités d'une gamme de séquences pouvant se dérouler sur une même parcelle. C'est donc la compétition initiale entre les populations de callune et de pin qui oriente la dynamique végétale. Pour les deux successions, le terme ultime d'évolution est la hêtraie acidiphile ; avec des conditions environnementales et écologiques optimales (succession n°1), il faudra un peu plus de deux siècles pour que cette forêt proclimacique s'installe. Dans le cas de la succession n°2, aucune estimation de temps n'est possible (DOCHE, 1983 - 2).

### EXEMPLE DES RHODORAIES SUR AMPHIBOLITES DANS LE MASSIF DU TAILLEFER (ALPES)

Les processus de colonisation sont très lents car aucune population ligneuse transitoire ou climacique n'est capable, comme dans le Montagnard du Massif Central, d'exercer rapidement une domination. Les ligneux participant à la recolonisation (airelles, rhododendron, épicéa) font partie intégrante du groupement forestier proclimacique ; à ces altitudes, la pessière à sapins ne présente pas un couvert très dense (ARQUILLIERE, 1986).

La présence d'épicéas semenciers explique l'installation simultanée mais lente du résineux et du rhododendron sur le site (succession n°3, Fig. 1). L'accroissement en nombre des épicéas et l'épanouissement de leur couronne empêchent le développement important de la rhodoraie (POMMEYROL, 1989). En leur absence et après plus de 100 ans d'évolution, cette lande peut monopoliser l'espace, édifier pour une longue période un groupement défensif totalement fermé et par conséquent floristiquement pauvre (succession n°4, Fig. 1) ; de tels groupements restent très localisés dans l'étage subalpin. Il faut cependant noter que les taches de rhododendron colonisant un espace constituent autant de surfaces défensives vis-à-vis de l'implantation d'un résineux.

### CAUSES MAJEURES DE LA RÉSISTANCE DES LANDES À UNE COLONISATION PAR LES PHANÉROPHYTES

La phytomasse aérienne (25-30 t dans les callunaies âgées de 30-35 ans, 65-70 t dans les rhodoraies fermées depuis plus de 50 ans) est très élevée pour ce type de formation. À ce stade, les populations de callune (50 à 75 % de la biomasse) et de rhododendron (90 à 95 %) ne présentent plus la même dynamique.

Les espaces libérés par la sénescence des plants de callune sont immédiatement colonisés par d'autres chaméphytes (*Genista pilosa*, *Vaccinium myrtillus*) et par quelques individus de callune issus de marcotte. L'évolution endogène est donc de type progressif.

Quant à la population de rhododendron, elle monopolise toujours l'espace ; de nouvelles tiges apparaissent par marcottage et aucun ligneux présent dans le groupement ne peut supplanter l'Éricacée. Des tiges éparses, issues d'un même individu de *Sorbus chamaemespilus* (taches de 3 à 4 m de diamètre maximum), dépassent d'une dizaine de centimètres la lande ; la faible densité de leur couronne et leur taille maximale de l'ordre de un mètre ne contribuent cependant pas à la faire régresser. L'évolution naturelle interne de la rhodoraie est probablement de type cyclique comme le sont les landes à *Calluna vulgaris* de Grande-Bretagne (WATT, 1945, 1947) et des Pays-Bas (DIEMONT, HEIL, 1984). Dans la population monopoliste

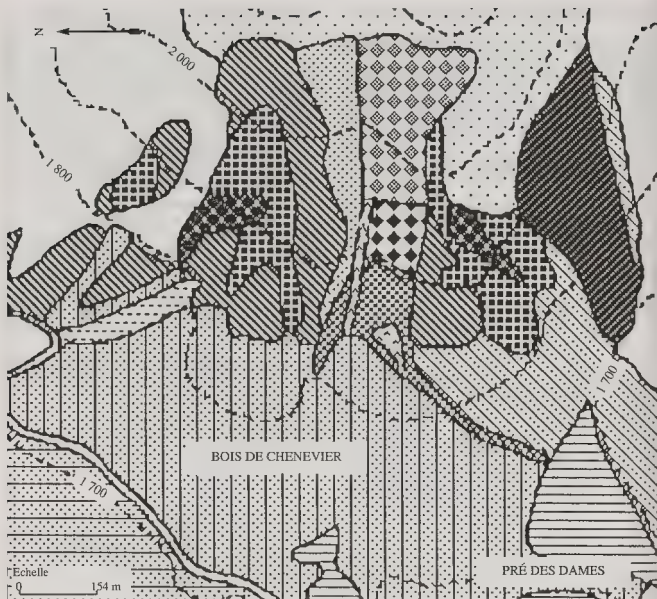


FIG. 2 — Evolution de la végétation (période 1937-1989) dans l'étage subalpin. La Côte des Salières (1700 à 2000 m), Massif du Tullefer.

*Vegetation dynamics (period 1937-1989, in the subalpine level (on the slopes of Mount Tullefer, Côte des Salières, 1700 to 2000 m. Alps)*

de rhododendron, tout se passe comme si, au cours du vieillissement, de jeunes tiges se substituaient immédiatement aux plus anciennes sénescentes maintenant ainsi la résistance de la lande à la colonisation.

Dans ces types de callunaie et de rhodoraie, aucune colonisation phanérophytique n'est observable sur le terrain. Les cartes de chronoséquences végétales réalisées dans le Massif Central (DOCHE, 1983, 1 et 2) et dans les Alpes (FIG. 2) illustrent bien cette absence de colonisation.

La répartition verticale irrégulière de fortes biomasses épigées (TABLEAU I) explique cette impossibilité. Les compartiments englobant les surfaces chlorophylliennes

de la callune et du rhododendron se situent dans la moitié supérieure de chaque groupement ; ils ne représentent que 25 % et 14 % de la phytomasse épigée. Les pourcentages des autres compartiments non chlorophylliens augmentent ensuite progressivement pour atteindre des valeurs optimales au contact du sol. Ainsi, dans la callunaie, 50 % de la biomasse sont compactés sur dix centimètres, quatre centimètres étant d'ailleurs enfouis dans la litière. Dans la rhodoraie, 28 % de la phytomasse mesurée est couverte d'une litière épaisse de 15 cm (14,3 t M.S./ha estimées). A ces niveaux, l'espace est totalement occupé par un dense lacs de tiges couchées sur le sol.

## A) INSTALLATION ET DÉVELOPPEMENT LIGNEUX ENTRE 1937 ET 1989

## 1 — Colonisation par l'épicéa d'anciens pâturages, de Juniperaies d'adret



1937 : le résineux a déjà commencé son implantation  
1989 : moins de 200 épicéas/ha



1937-1956 : début de la colonisation  
1989 : moins de 200 épicéas/ha

1956-1970 : début de la colonisation par l'épicéa ;



1989 : moins de 200 plants/ha



1989 : 300 à 600 plants/ha



depuis 1950 : colonisation simultanée d'un ancien pâturage par l'épicéa et le rhododendron. En 1989, densité de 300 résineux/ha (0 à 3 m) ; taches de rhododendron de 0,1 m<sup>2</sup> (jeunes) à 5 m<sup>2</sup>, couvrant environ 20 % de la surface

## 2 — Densification de la strate arborescente par épanouissement des houppiers d'arbres et installation de nouveaux plants

1937 : stade forestier clairné (coupe, pâture)

1989 : stade forestier fermé



Pessière à sapins (5 %)



Pessière thermophile à sapins (25 %) et à pins à crochets (15 % uniquement sur les crêtes d'amphibolites) forte pente (30 à 50 %) avec barres rocheuses

## B) GROUPEMENTS PHYSIONOMIQUEMENT STABLES DEPUIS 1937 - ABSENCE OU FAIBLE PERTURBATIONS

## 1 — Groupements transitoires à dynamisme lent



Pelouse à *Juniperus nana*, présence de rhododendron



Rhodoraie fermée au minimum depuis 50 ans (100 % de recouvrement) - biomasse totale épiquée de 68 t M.S./ha dont 64 t. de rhododendron - h.t. : 70 à 80 cm - forte résistance mécanique et biotique à la colonisation phanérophytique.



Rhodoraie diffuse (40 % de recouvrement) à *Juniperus nana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*

## 2 — Groupements stables à évolution endogène



Pessière structurée depuis 1937 ; présence de sapin, hêtre, pin à crochets



Landine à *Vaccinium uliginosum* ; stabilité physiologique liée aux conditions climatiques (au dessus de 2000 m) - Zone de combat pour les arbres

## C) GROUPEMENTS A DYNAMISME BLOQUÉ DEPUIS 1937 PAR DES PERTURBATIONS



Pelouse pâturée à *Nardus stricta*, *Thymus serpyllum*, *Alchemilla alpina*



Groupe à hautes herbes (*Adenostyles alliariae*, *Veratrum album*, *Epilobium spicatum*) - Zone de passage et d'avalanches

## D) REBOISEMENTS



1937-1950 : formations pâturées



1955 : reboisements par semis de graines d'épicéas et de sapins

(en blanc : secteurs non cartographiés)

La structure verticale de ces landes crée donc un obstacle mécanique pour l'arrivée des semences au contact de la litière. La difficile intégration de la matière organique liée à l'existence d'un matelas de tiges est un second facteur de blocage (GILLOT, 1972). Enfin, les conditions photiques, microclimatiques sous le groupement sont à quantifier, ainsi que la distribution des phytomasses hypogées ; elles induisent probablement des résistances biotiques défavorables à la germination ou au développement des phanérophytes.

Le mécanisme de ces successions s'apparente au modèle d'inhibition de CONNELL et SLATYER (1977). Très localement, à la faveur de perturbations mineures (neige, animaux) ou de rares espaces libérés par l'évolution endogène de la lande, l'installation d'un arbuste est possible. Avec l'épanouissement de sa couronne, la lande s'étoile. C'est par un très lent processus de multiplication et de convergence des taches que le groupement charnéphytique

peut être progressivement éliminé. De tels processus ont été observés dans diverses formations végétales défensives impliquant entre autres des Éricacées (LUQUET, 1926 ; LEMÉE, CARBIENER, 1956 ; BOCK, PRELLI, 1975 ; DOCHÉ, 1983), des groupements à *Cladium mariscus* (WALTHER, 1987) et à *Brachypodium phoenicoides* (ESCARRE, 1979). Les mécanismes d'une telle dynamique s'apparentent aux deux autres modèles de CONNELL & SLATYER (1977). L'implantation de ligneux hauts dans les espaces libérés correspond à celui de « tolérance » ; leur développement et l'élimination locale de la formation défensive permettent l'installation d'espèces nouvelles, donc le déroulement de la succession (modèle de facilitation). Ce type d'évolution n'est possible que s'il existe dans l'environnement des espèces offensives (*Pinus sylvestris*, *Cytisus scoparius*, *Sorbus sp.*), capables de profiter rapidement de ces « vides » ; l'étage montagnard est pour cela plus favorable que le Subalpin, domaine des landes à rhododendron.

TABLEAU I — Répartition verticale de la phytomasse épigée dans les deux types de landes résistantes à la colonisation.

Vertical above - ground biomass distribution for two types of heathlands resisting to the colonisation

| hauteur                      | Callunaie<br>agée de 30 - 35 ans         |       | Rhodoraie fermée<br>depuis + de 50 ans                                               |                                         |
|------------------------------|------------------------------------------|-------|--------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
|                              | Kg.M.S.m <sup>-1</sup>                   | %     | Kg.M.S.m <sup>-1</sup>                                                               | %                                       |
| 80 cm                        |                                          |       | 0,89                                                                                 | 13,7%                                   |
| 40 cm                        |                                          |       |                                                                                      |                                         |
| 20 cm                        | 0,74                                     | 24,8% | 3,8                                                                                  | 58,4%<br>dont 1%<br>de <i>Vaccinium</i> |
| 10 cm                        | 0,71                                     | 23,8% |                                                                                      |                                         |
| 0 cm                         | 1,53                                     | 51,4% |                                                                                      |                                         |
| - 15 cm                      |                                          |       | 1,82                                                                                 | 27,9%                                   |
| Biomasse<br>épigée<br>totale | 2,98 Kg/m <sup>2</sup><br>soit 29,8 t/ha |       | 6,51 Kg/m <sup>2</sup> soit 65,1 t/ha<br>+ 2,9 t de <i>Sorbus<br/>chamaemespilus</i> |                                         |

 compartiment chlorophyllien

## CONCLUSION

Dans les secteurs montagnards soumis à une déprise agricole, l'établissement de scénarios prévisionnels implique l'analyse des processus et des vitesses de transformation des phytocénoses en fonction des conditions environnementales des sites. Ne vouloir prendre en compte que l'état actuel de la végétation (structure, composition floristique) pour proposer ces scénarios ne peut que nuire à une bonne gestion du milieu naturel.

Le vieillissement d'une lande contribue à l'enrichissement de la diversité phytosociologique et floristique des paysages végétaux car, avec les années, des transformations significatives se réalisent dans le groupement. La biomasse, les caractéristiques botaniques, structurales, la résistance à la colonisation évoluent, créant ainsi autant de communautés végétales différentes. Leur durée de vie dépend des capacités qu'elles ont à se maintenir, donc à se régénérer, mais aussi de la présence dans leur environnement d'espèces capables de les affaiblir en exploitant toutes leurs faiblesses.

Dans le cadre d'une opération d'aménagement, la destruction systématique d'un même type de lande élimine

parfois des stades très âgés et par conséquent rares (cas de certaines rhodoraies). La méconnaissance des processus d'implantation et d'évolution interne de tel groupement peut donc conduire à éliminer des formations d'un grand intérêt biologique et scientifique.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARQUILLIERE, S., 1986. — *Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicéa (Picea abies (L.) Karsten) dans une zone de combat subalpine (massif du Taillefer, Alpes dauphinoises)*. Thèse de 3<sup>ème</sup> Cycle, Ecol. Appl., Grenoble I : 285 p.
- BOCK, C. & PRELLI, R., 1975. — Notice explicative de la carte des groupements végétaux du cirque du Chaufour (Monts Dore). *Arvernia Biologica Bot.*, nouvelle série, fasc. 2 : 26 p.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O., 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111 : 1119-1144.
- DIEMONT, W.H. & HEIL, G.W., 1984. — Some long term observations on cyclical and serial processes in dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30 : 283-290.
- DOCHE, B., 1983 (1). — Contribution à l'étude d'une séquence majeure du dynamisme végétal dans l'étage montagnard granitique du Massif Central (Cantal). *Bull. Ecol.*, 14 (2) : 79-85, 1 carte monochrome h.t. à 1/12 500.
- DOCHE, B., 1983 (2). — Dynamisme des phytocénoses de la série acidiphile du hêtre pour la période 1948-1982 dans le Massif Central français. *Doc. Cartogr. Ecol.*, Grenoble, XXVI : 49-60, 1 carte couleur h.t. à 1/25 000.
- ESCARRE, J., 1979. — *Etude des successions post-culturales dans les Hautes Garrigues du Montpelliérain*. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Sc. et Techn. Languedoc, Montpellier : 171 p.
- GILOT, J.-Cl., 1972. — Note sur la cembraie de Chamrousse (Isère) et la végétation environnante. *Doc. Carte Vég. Alpes*, Grenoble, X : 25-41.
- GOUNOT, M., 1969. — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et C<sup>o</sup>, Paris : 314 p.
- LEMÉE, G. & CARBIENER, R., 1956. — La végétation et les sols des volcans de la chaîne des Puys. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 103, 82<sup>ème</sup> session extr. : 7-29.
- LUQUET, A., 1926. — *Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des Monts Dore*. Thèse Etat, Fac. Sciences, Paris : 266 p.
- POMMEYROL, V., 1989. — *Processus et vitesses de transformation des phytocénoses (période 1937-1989) dans l'étage subalpin (massif du Taillefer). Caractérisation d'une lande à Rhododendron ferrugineum phytosociologiquement stable*. D.E.A. « Géographie, Ecologie et Aménagement des montagnes », Grenoble I : 40 p.
- WALTHERT, C., 1987. — *Importance des cladaires (structure et biomasse) dans les successions végétales des marais tourbeux de Chautagne (Savoie) et de Lavours (Ain)*. D.E.A. « Géographie, Ecologie et Aménagement des montagnes », Grenoble I : 33 p.
- WATT, A.S., 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35 : 1-22.
- WATT, A.S., 1955. — Bracken versus heather : a study in plant sociology. *J. Ecol.*, 43 : 490-506.

## HYDROSYSTÈME RHÉNAU : ÉVOLUTION PARALLÈLE DE LA VÉGÉTATION AQUATIQUE ET DE LA QUALITÉ DE L'EAU (RHINAU)\*

Fabienne ROBACH, Isabelle EGLIN, Roland CARBIENER

CEREG - CNRS UA 95 PIREN « EAU-ALSACE » - Laboratoire de Botanique et de Cryptogamie  
Faculté de Pharmacie - BP 24 - 67401 Illkirch Graffenstaden

### SUMMARY

(original scientific paper)

**RHINE HYDROSYSTEM : AQUATIC VEGETATION IN RELATION WITH WATER QUALITY (RHINAU ISLAND).**

*Water quality (saprobity · COD, BOD<sub>5</sub> , trophy · PIP04, N NH<sub>4</sub>) related to distribution of macrophyte communities in old lateral arms of the river in the upper Rhine valley was studied. The results are interpreted with the aid of systems of bioindication and hydrological description based on the river plants. These results indicate highly differentiated behaviours for each hydrosystem division.*

*Thus the canalised Rhine with its concrete banks is completely artificialized and devoided of vegetation*

*The trophic parameters of its waters are constant and stable in time and space.*

*The Old Rhine, straightened during the last century, presents very eutrophic aquatic macrophyte communities. A beginning of self-purification and a decrease of eutrophication appears in summer.*

*But the best results for self-purification and decrease of eutrophication has been obtained in the old braids, connected to, or disconnected from the Rhine river. The aquatic macrophyte communities are used as ecological descriptors and bioindicators of the eutrophication level. They reveal some aspects of hydrological functioning, particularly river-groundwater table exchanges.*

**KEY WORDS :** self-purification, bioindication, eutrophication, water plants, Rhine.

### RÉSUMÉ

(travail original)

*Une étude comparative de l'évolution conjointe de la qualité de l'eau (saprobie · DCO, DBO<sub>5</sub> , trophie · P P04, N.NH<sub>4</sub>) et de la végétation est effectuée au niveau de l'ancien secteur tressé ( en amont de Strasbourg ) du système fluvial rhénan actuellement canalisé*

*Les résultats obtenus sont interprétés à l'aide des systèmes de bioindication et de description hydrologique par la végétation aquatique mis au point précédemment. Ils permettent de décrire les comportements fortement différenciés de chacun des compartiments de l'hydrosystème étudié et de révéler des aspects du fonctionnement hydrologique (rôle des échanges fleuve-nappe).*

**MOTS CLÉS :** auto-épuration, bioindicateurs végétaux, eutrophisation, macrophytes aquatiques, Rhin.

### INTRODUCTION

La plaine alluviale rhénane d'Alsace Centrale est délimitée à l'Est par le Rhin, à l'Ouest par l'Ill (principal affluent alsacien du Rhin). Située dans le fossé tectonique rhénan entre les Vosges et la Forêt Noire, elle est parcourue en surface d'une part, par le Rhin canalisé et ses annexes (eaux eutrophes - saprobes bicarbonatées calcaires) et d'autre part, par un réseau de rivières d'origine

vosgienne (aux eaux de géochimie plus acide), collectées par l'Ill (FIG. 1). La canalisation du Rhin entre Bâle et Seltz, effectuée vers le milieu de ce siècle, a fortement modifié les conditions hydrologiques du fleuve (quasi suppression des inondations hormis des surfaces limitées, atténuation des amplitudes de battement de la nappe phréatique, CARBIENER & ORTSCHERT, 1987), mais les échanges

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.I.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990

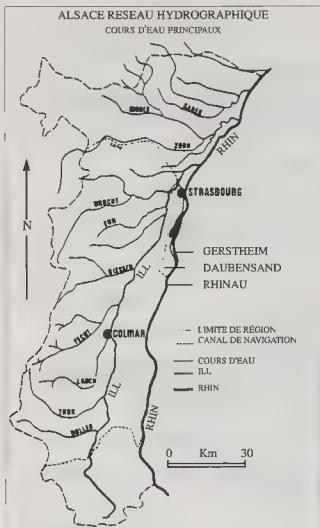
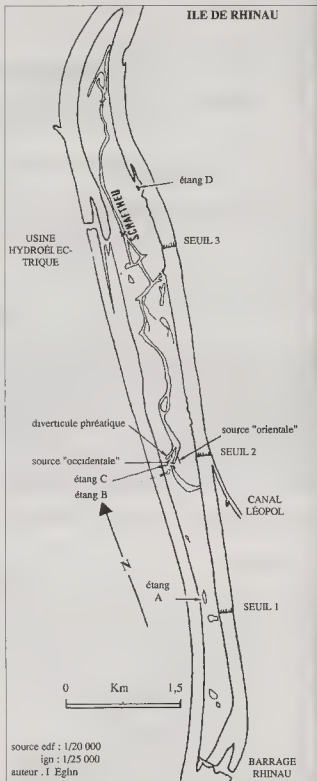


FIG. 1 — Carte de l'île de Rhinau et localisation du site d'étude.  
Map of the Rhinau island and localisation of the study area.

restent actifs et complexes entre la nappe phréatique qui occupe le soubassement de graviers pléistocènes très épais et le fleuve. En amont de Strasbourg ces travaux ont abouti à l'édification d'une succession de biefs en « feston » en vue de l'installation d'usines hydroélectriques. Chacun de ces biefs délimite une île artificielle (enserrée à l'Est par le Rhin court-circuité appelé Vieux-Rhin, et à l'Ouest par le Canal d'Alsace) comme celles de Rhinau (site de recherches interdisciplinaires) et de Gerstheim qui sont situées à une trentaine de kilomètres au Sud de Strasbourg (FIG. 1 et 2), dans l'ancien secteur tressé du fleuve. L'étude engagée depuis deux ans (mars 1988), avec le soutien financier de la société Sandoz porte d'une part sur les capacités différentielles d'auto-épuration et de diminution de la charge eutrophisante des ensembles fonctionnels de l'hydrosystème rhénan (AMOROS *et al.*, 1988) connectés au Rhin, en relation avec l'évolution de la végétation aquatique (descripteurs écologiques), et d'autre part



sur l'influence du fleuve sur la qualité de la nappe phréatique d'accompagnement. L'exposé ci-dessous présente une partie des résultats obtenus, essentiellement au niveau de l'île de Rhinau.

## SITE ET MÉTHODES

## LE SITE

Dans les secteurs fonctionnels concernés (îles artificielles de Rhinau et de Gerstheim issues de la canalisation du Rhin), cette étude s'est portée sur des ensembles fonctionnels bien différenciés connectés au Rhin (directement ou indirectement). La figure 1 donne l'exemple de l'île de Rhinau.

— Le Canal d'Alsace (à l'Ouest) : dérivation surélevée étanchéifiée qui alimente une usine hydroélectrique. Il s'agit d'un milieu artificialisé aux rives bétonnées.

— Le Vieux-Rhin (Rhin rectifié du 19<sup>ème</sup> siècle, court-circuité par le Canal d'Alsace) longe l'île de Rhinau sur toute sa longueur (11 km). Il est alimenté par un barrage, situé directement en amont de l'île, (qui lui réserve un débit minimum de 15 m<sup>3</sup>/s) et est barré par trois seuils afin de soutenir le niveau de la nappe phréatique. Lorsque la capacité des usines hydroélectriques est dépassée (1500 m<sup>3</sup>/s environ) une partie des eaux du Rhin canalisé est déviée vers le Vieux-Rhin qui déborde alors et inonde la forêt alluviale de l'île de Rhinau (à partir de 1700 m<sup>3</sup>/s environ). Par ailleurs le Vieux-Rhin est perturbé par des apports hyper-eutrophisants provenant d'un petit affluent allemand (Canal Léopold, drainant les effluents d'une grande station d'épuration de la zone de Fribourg en RFA). Ces apports se déversent à quatre kilomètres environ en aval du barrage.

— Le Schaftheu à Rhinau : cet ancien cours de tresse (7,5 km) parcourant une forêt alluviale inondable est alimenté par une prise d'eau (2 m<sup>3</sup>/s environ) réaménagée sur le Vieux-Rhin (3,7 km environ en aval du barrage). Malheureusement cette prise située quelques centaines de mètres en amont et vis-à-vis de la confluence du Canal Léopold peut être affectée par les apports eutrophisants de ce dernier (remous) essentiellement lors d'épisodes de vent du Nord. La partie amont du Schaftheu est de plus alimentée par des apports d'eaux d'origine phréatique, pour partie eutrophisés par des fuites du lit du fleuve canalisé en amont des barrages (« filtrats rhénans » riches P-P04, CARBIENER *et al.*, 1988), et du Vieux-Rhin en amont des seuils. A la hauteur du seuil 3 (2,5 km), il communique avec le Vieux-Rhin qui l'eutrophise à nouveau fortement.

L'île de Gerstheim (Fig. 2), située environ 10 km en aval de celle de Rhinau, présente une structure analogue : elle est parcourue elle aussi par un ancien cours de tresse : le Schöllengiesen, mais elle n'est pas perturbée par des affluents et sera, dorénavant, étudiée plus en détail.

— Les « étangs naturels » disséminés sur chacune des îles correspondent à des fosses d'anciennes tresses. Ces isolats alimentés, tout ou en partie, par des apports phréatiques, se différencient essentiellement par leur situation en zone inondable ou non inondable.

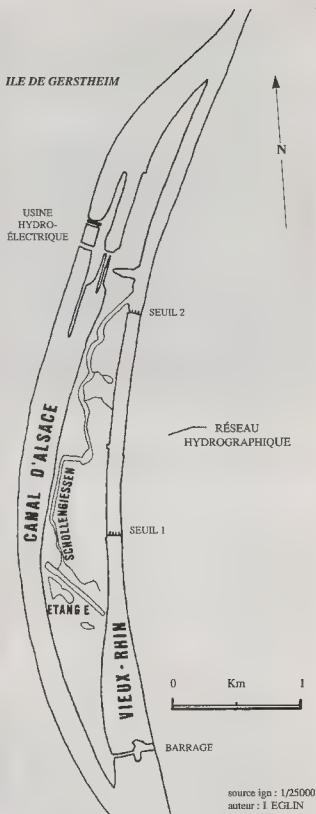


FIG. 2 — Carte de l'île de Gerstheim.

Map of the Gerstheim island.

## LES ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

Afin de déterminer l'évolution spatio-temporelle de l'auto-épuration d'une part, et de la réduction de la charge eutrophisante d'autre part, le choix des paramètres physico-chimiques s'est porté sur l'examen comparatif d'ensemble de paramètres discriminants de la qualité de l'eau (CARBIENER *et al.*, 1988). A savoir :

— détermination de la charge eutrophisante : P-P04<sup>3</sup> (fraction soluble des orthophosphates en ppb), N-NH4<sup>+</sup> (N-ammoniacal total en ppb), N-N03<sup>-</sup> (ppm),

— estimation de la pollution organique : DCO (demande chimique en oxygène), DB05 (demande biologique en oxygène sur 5 jours), comptages bactériens (TABLEAU I),

— paramètres mesurés *in situ* : O<sub>2</sub> (oxygène dissous (mg/l) et % de saturation), température, pH. Ces paramètres permettent, entre autres, de détecter des apports d'eaux souterraines caractérisées par une sténothermie (11 à 12 °C), et par une faible teneur en oxygène dissous (1 à 3 mg/l pour la nappe riveraine du fleuve, 4 mg/l pour la nappe plus occidentale dans le secteur de l'Il),

— traceurs hydrologiques : Cl<sup>-</sup> (ppm), N-N03<sup>-</sup> (ppm), ce dernier utilisable sous réserve (examen du contexte oxydo-réducteur des émergences phréatiques lorsqu'il s'agit d'elles).

## ANALYSES PHYTOSOCIOLOGIQUES : ENSEMBLES BIOINDICATEURS DE LA QUALITÉ DE L'EAU

Cette étude s'est appuyée sur les travaux précédents (CARBIENER, 1977 ; CARBIENER & ORTSCHITT, 1987 ; CARBIENER *et al.* 1988), notamment en ce qui concerne l'utilisation d'ensembles végétaux macrophytes en tant que bioindicateurs d'eutrophisation. Une échelle de bioindication du degré d'eutrophisation d'eaux oligosaprobies d'origine phréatique avait ainsi été élaborée, basée essentiellement sur les associations végétales aquatiques. Elle a été récemment précisée et comporte 6 échelons couvrant une gamme allant de 10 à 60 ppb de N-NH4<sup>+</sup> ou P-P04<sup>3</sup> selon les cas (CARBIENER *et al.* 1990).

L'intérêt de l'étude engagée depuis deux ans sur le site de Rhinau (puis Gertsheim) consiste d'une part à étendre cette échelle de bioindication aux eaux plus eutrophisées, voire saprobies, et d'autre part permettra de déterminer les relations entre les structures phytosociologiques et les processus d'amélioration de la qualité de l'eau (concernant la trophie et la saprobie). Il s'agira donc d'élaborer une échelle bioindicatrice des réductions de la charge eutrophisante et de la pollution biologique. Des relevés phytosociologiques ont été effectués sur des surfaces minimales de 100 m<sup>2</sup> sur les quatre types d'unités fonctionnelles étudiées, entre juin 1989 et septembre 1989.

## RÉSULTATS

## CAPACITÉS DIFFÉRENTIELLES D'AUTO-ÉPURATION ET DE RÉDUCTION DE LA CHARGE EUTROPHISANTE

Les résultats obtenus sont basés sur des séries de mesures, encore limitées, qui seront poursuivies. Ils ont valeur d'orientation.

— Le Canal d'Alsace quasi dépourvu de macrophytes (sauf *Potamogeton pectinatus* dans quelques anses) constitue un système de transmission quasi inerte : les valeurs de trophie et de DCO évoluent peu au cours du transfert amont-aval, et restent comparables entre les deux points extrêmes étudiés, distants d'environ 30 km (TABLEAU II).

— Dans le Vieux-Rhin s'ébauche un processus d'amélioration de la qualité de l'eau, malheureusement compromis par les apports hyper-eutrophisants du Canal Léopold (TABLEAU III) dans le cas de Rhinau.

TABLEAU I — Comptages bactériens (nombre de colonies/ml après 48h à 30°C)

|                                              | AOUT 89             | NOV. 89             |
|----------------------------------------------|---------------------|---------------------|
| VIEUX-RHIN                                   | 2,0 10 <sup>4</sup> | 8,0 10 <sup>4</sup> |
| ÉTANG B                                      | 2,4 10 <sup>4</sup> | 5,5 10 <sup>4</sup> |
| ÉTANG E                                      | 5,0 10 <sup>3</sup> | 4,0 10 <sup>4</sup> |
| DIVERTICULE PHRÉATIQUE                       | 3,2 10 <sup>4</sup> | 3,2 10 <sup>4</sup> |
| SCHAFTHEU (1400 m en aval de la prise d'eau) | 3,0 10 <sup>4</sup> | 4,0 10 <sup>4</sup> |
| RHIN (10 Km en amont de l'île de Rhinau)     | 5,0 10 <sup>4</sup> | 1,5 10 <sup>4</sup> |

TABLEAU II — Évolution spatiale des teneurs de la trophie dans le Rhin canalisé (mars et août 1989).

Trophic parameters in the canalised Rhine (march and august 1989).

| SITE                                          | N-NH4 <sup>+</sup> | P-P04 <sup>3</sup> | DCO |
|-----------------------------------------------|--------------------|--------------------|-----|
| mars 1989 :                                   |                    |                    |     |
| RHIN AMONT (10 Km en amont du bief de Rhinau) | 192                | 51                 | 10  |
| CANAL DE FUITE (hauteur du bief de Rhinau)    | 104                | 47                 | 17  |
| RHIN AVAL (10 Km en aval du bief de Rhinau)   | 163                | 51                 | 34  |
| août 1989 :                                   |                    |                    |     |
| RHIN AMONT (10 Km en amont du bief de Rhinau) | 89                 | 29                 |     |
| CANAL DE FUITE (hauteur du bief de Rhinau)    | 96                 | 29                 |     |
| RHIN AVAL (10 Km en aval du bief de Rhinau)   | 85                 | 47                 |     |

— Le bras tressé forestier (Schaftheu) montre une capacité d'auto-épuration et (ou) de rétention d'eutrophisants (TABLEAU IV) et (FIG. 3) exaltée en saison de végétation où elle devient remarquable.

— Les isolats, petits étangs naturels (A, B, C, D à Rhinau et E à Gerstheim) très riches en macrophytes montrent de même, en période estivale et (ou) après inondation, une auto-épuration remarquable de leurs eaux (FIG. 4). Des dilutions à la suite d'apports phréatiques concernant, en amont, des eaux peu influencées par des « filtrats eutrophisés rhénans » d'origine occidentale peuvent accentuer ce processus. Ces étangs se différencient essentiellement en fonction de leur situation en zone inondable (B, C, D) ou non inondable (A, E) (FIG. 1 et 2, TABLEAU V).

#### ANALYSES PHYTOSOCIOLOGIQUES : BIOINDICATEURS DE LA QUALITÉ DE L'EAU ET DESCRIPTEURS ÉCOLOGIQUES DU FONCTIONNEMENT HYDROLOGIQUE

Les macrophytes aquatiques recensées pendant la période de végétation (juin à septembre 1989) par la méthode des relevés phytosociologiques selon BRAUN-BLANQUET, ont été regroupés et ordonnés selon un

TABLEAU III Teneurs moyennes en  $N/NH_4^+$  (ppb),  $P/PO_4$  (ppb) relevées dans le Vieux-Rhin, à la hauteur de l'île de Rhinau. (5 mesures de mai à septembre 1989).

*Trophic parameters ( $P/PO_4$  ( $\mu g/l$ ),  $N/NH_4^+$  ( $\mu g/l$ )) in the "Old Rhine", along Rhinau Island, during the vegetation season 1989 (mean values are based on five determination (may to september))*

| DISTANCE DES POINTS DE<br>PRÉLEVEMENT/SEUIL |  | $N/NH_4^+$ |       |       |       |       |      |
|---------------------------------------------|--|------------|-------|-------|-------|-------|------|
| DATES                                       |  | 02 06      | 30 06 | 18 07 | 11 08 | 14 09 | MOY. |
| 0                                           |  | 191        | 155   | 63    | 74    | 98    | 116  |
| 1200                                        |  | 149        | 188   | 20    | 82    | 55    | 99   |
| 1500                                        |  | 20         | 216   | 45    | 108   | 76    | 113  |
| 5000                                        |  | 341        | 403   | 219   | 122   | 171   | 361  |
| 8000                                        |  | 283        | 374   | 50    | 166   | 302   | 235  |

|       |  | $P/PO_4$ |       |       |       |       |      |
|-------|--|----------|-------|-------|-------|-------|------|
| DATES |  | 02 06    | 30 06 | 18 07 | 11 08 | 14 09 | MOY. |
| 0     |  | 39,5     | 40    | 20    | 39    | 46    | 37   |
| 1200  |  | 40       | 48    | 3     | 47    | 45    | 36,5 |
| 1500  |  | 40       | 44    | 16    | 66    | 48    | 43   |
| 5000  |  | 175      | 194   | 122   | 118   | 111   | 144  |
| 8000  |  | 163      | 224   | 85    | 153   | 141   | 153  |

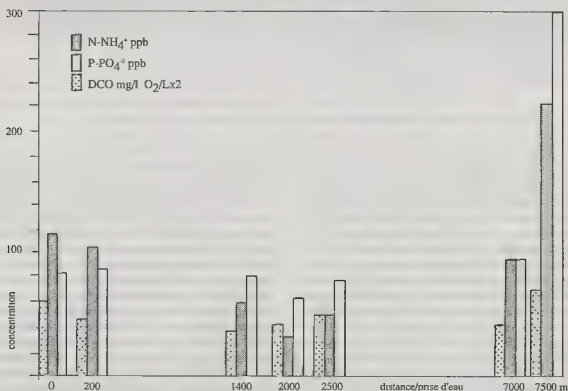


FIG. 3 — Évolution spatiale de  $N/NH_4^+$  (ppb)  $P/PO_4$  (ppb) et DCO ( $mgO_2/l$ ) dans le Schaftheu, teneurs moyennes pour la saison de végétation 1989, de mai à septembre (5 valeurs).

*$N/NH_4^+$  ( $\mu g/l$ ),  $P/PO_4$  ( $\mu g/l$ ) and DCO ( $mg O_2/l$ ) amounts in the Schaftheu river during the vegetation season — mean values are based on five determinations (may-september).*

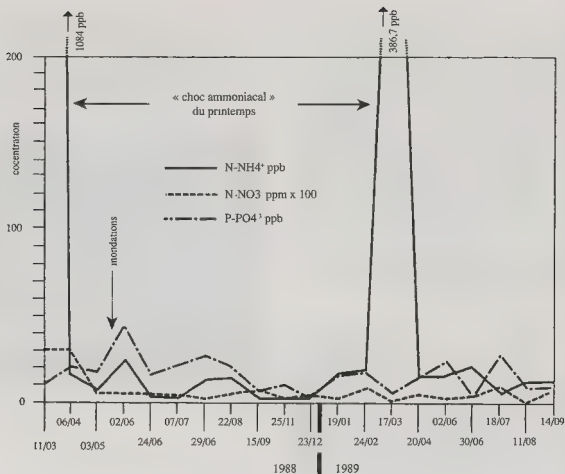


FIG. 4 — Évolution temporelle  $N/NH_4^+$  (ppb),  $P/PO_4$  (ppb) et  $N/NO_3$  (mg/l) pour l'étang B (Rhinau).

*Evolution of the  $N/NH_4^+$  ( $\mu g/l$ ),  $P/PO_4$  ( $\mu g/l$ ) and  $N/NO_3$  (mg/l) during 1989*

gradient de réduction de la charge eutrophisante dans un tableau phytosociologique en fonction des paramètres de la qualité de l'eau. Les hélophytes riverains ont également été recensés, ainsi que les plages de la thiobactérie (*Lamprocystis roseo-persicina*) qui caractérisent des suintements phréatiques limnocènes diffus (KRAUSE, 1974) en milieu d'eaux claires. Sept groupements floristiques, regroupant 50 plantes vasculaires ont ainsi été différenciés en 1989 (TABLEAU VI, FIG. 5 et 6). Les groupes I, II et III, situés dans la moitié gauche du tableau, regroupent des espèces d'eaux eutrophes (voire hypereutrophes) et mésosaprobes. Les ensembles IV, V, VI et VII, situés dans la partie droite du tableau, regroupent des espèces inféodées à des eaux plus claires, oligosaprobes et modérément eutrophes à mésotrophes.

**Groupe I :** (relevés 1 à 5) concerne la zone aval du Vieux-Rhin touchée par les remous du Canal Leopold. Ce groupe est caractérisé par une association d'hydrophytes flottants (lentilles d'eau) « hypertrophes » : le *Lemnetum*

*gibbae* (MIYAWAKI & J. Tx. 60). Cette association est la plus riche en espèces des association du Lemnion, puisqu'elle renferme outre *Lemna gibba*, hautement discriminante *Lemna minuscula* (néophyte d'arrivée récente), *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, et *Azolla filiculoides*, espèces, elles, beaucoup moins eutrophes et croissant encore à des niveaux mésoeutrophes (40-60 ppb  $N-NH_4$  ou  $P-PO_4$  : secteur D, voire CD, de notre échelle de bioindication d'eutrophisation). Le *Lemnetum gibbae*, thermophile, souvent inféodé à des eaux mortes de fosses et marigots pollués (OBERDORFER, 1977 ; SCHWABE & TÜXEN, 1980) est à corrélérer ici avec les teneurs observées pour les paramètres de la trophie et de DCO-DB05. On y mesure en période estivale des teneurs moyennes de 360 ppb de  $N/NH_4$  et de 150 ppb de  $P/PO_4$ . Des maxima de 730 ppb de  $N/NH_4$  et de 420 ppb de  $P/PO_4$  ont pu être observés. Par ailleurs la présence de cette association indicatrice d'une mauvaise qualité d'eau, est à lier à l'extrême pauvreté spécifique de l'association d'hydrophytes fixées qu'elle côtoie

TABLEAU IV — Évolution spatiale de la qualité de l'eau exprimée en % de diminution par rapport à la valeur mesurée à la prise d'eau (périodes de végétation 1988 et 1989) dans le Schaftheu.

Evolution of the water quality (% of decrease compared to the value measured at the beginning of Schaftheu river (vegetation seasons 1988 and 1989)).

| DISTANCE (m) / PRISE D'EAU                  | N/NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/l) |     | % dim / prise |    |
|---------------------------------------------|---------------------------------------|-----|---------------|----|
| prise d'eau                                 | 144                                   | 113 | /             | /  |
| 200 m                                       | 129                                   | 107 | 10            | 6  |
| 1400 m                                      | 56                                    | 65  | 61            | 43 |
| 2000 m                                      | 43                                    | 35  | 70            | 69 |
| 2500 m (zone de contact avec le Vieux Rhin) | 117                                   | 50  | augment.      |    |

| DISTANCE (m) / PRISE D'EAU                  | P/P04 (µg/l) |    | % dim / prise |    |
|---------------------------------------------|--------------|----|---------------|----|
| prise d'eau                                 | 112          | 48 | /             | /  |
| 200 m                                       | 112          | 45 | 0             | 6  |
| 1400 m                                      | 62           | 43 | 45            | 11 |
| 2000 m                                      | 66           | 33 | 41            | 30 |
| 2500 m (zone de contact avec le Vieux Rhin) | 178          | 40 | augment.      |    |

| DISTANCE (m) / PRISE D'EAU                  | DCO (mg O <sub>2</sub> /l) |    | % dim / prise |   |
|---------------------------------------------|----------------------------|----|---------------|---|
| prise d'eau                                 | 29                         | /  | /             | / |
| 200 m                                       | 23                         | /  |               |   |
| 1400 m                                      | 18                         | 37 |               |   |
| 2000 m                                      | 22                         | 25 |               |   |
| 2500 m (zone de contact avec le Vieux Rhin) | 26                         |    | augment.      |   |

TABLEAU V — Variation des teneurs mesurées pour les paramètres de la trophie et de la saprobie dans les étangs : comparaison des moyennes en période végétative (5 mesures) et des moyennes hors période végétative (7 mesures).

Variations of the trophic and saprobic parameters in the ponds : comparison between summer means (based on 5 values) and outsummer means (based on 7 values).

| N/NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg/l) |                    |                         |
|---------------------------------------|--------------------|-------------------------|
| ÉTANGS                                | PÉRIODE VÉGÉTATIVE | HORS PÉRIODE VÉGÉTATIVE |
| A                                     | /                  | 6                       |
| B                                     | 82                 | 14,5                    |
| D                                     | 135                | 86                      |
| E                                     | 15                 | 18,5                    |

| P/P04 (µg/l) |                    |                         |
|--------------|--------------------|-------------------------|
| ÉTANGS       | PÉRIODE VÉGÉTATIVE | HORS PÉRIODE VÉGÉTATIVE |
| A            | /                  | 7,5                     |
| B            | 15                 | 13                      |
| D            | 92                 | 42                      |
| E            | 13,5               | 9,5                     |

| N/NO <sub>3</sub> (mg/l) |                    |                         |
|--------------------------|--------------------|-------------------------|
| ÉTANGS                   | PÉRIODE VÉGÉTATIVE | HORS PÉRIODE VÉGÉTATIVE |
| A                        | /                  | 0,05                    |
| B                        | 0,04               | 0,04                    |
| D                        | 0,85               | 0,11                    |
| E                        | 0,12               | 0,04                    |

| DCO (mg O <sub>2</sub> /l) |                    |                         |
|----------------------------|--------------------|-------------------------|
| ÉTANGS                     | PÉRIODE VÉGÉTATIVE | HORS PÉRIODE VÉGÉTATIVE |
| A                          | /                  | 14                      |
| B                          | 40                 | 20                      |
| D                          | 42,5               | 28                      |
| E                          | 59                 | 16                      |

(présence souvent exubérante et monospécifique d'*Elodea ernstae* qui s'est révélée comme la plus eutrophe des élodées au cours des travaux précédents de notre laboratoire et de *Myriophyllum spicatum* caractérisé par une large amplitude écologique, allant de l'oligotrophe au saprobe (voire même des zones de « pollution critique » (KÖHLER & ZELTNER 1974)). Des apparitions ponctuelles de *Callitriche obtusangula* s'y ajoutent et pourraient extérioriser des suintements de nappe (on trouve la plante en aval des barrages où la nappe tend à être drainée).

**Groupe II :** (relevés 6 à 14) Il s'agit d'un groupement à *Potamogeton pectinatus* et Elodées (*Elodea ernstae*, *Elodea nuttallii*). Dans cette zone correspondant au Vieux-Rhin amont, on note la présence d'une association de lentilles d'eau eutrophes, le *Spirodeletum polyrrhizae* sous forme d'une sous-association thermophile à *Azolla filiculoides*. Inféodée à des eaux moins eutrophes que le *Lemnetum gibbae* (OBERDORFER, 1977 ; SCHWABE-BRAUN, 1980) elle se caractérise par la présence des Lemnacées citées précédemment à l'exception de *Lemna gibba*. Des algues macrophytiques abondantes (*Hydrodictyon reticulatum* s.l. *Enteromorpha intestinalis* s.l. correspondant à un sous-ensemble décrit par KRAUSE (1974) devenu très typique des bras du Rhin très eutrophisés et (ou) plus ou moins saprobes, avec des *Cladophora* (dont *Cladophora crispata*, mais non retenu dans le tableau car non détermi-

nables). L'association d'hydrophytes fixées qu'elle côtoie, est caractérisée ici encore par son extrême pauvreté spécifique (2 à 5 espèces) ; on note néanmoins la présence généralisée d'*Elodea nuttallii*, moins eutrophe qu'*Elodea ernstae* qui reste elle aussi abondante ainsi que *Potamogeton pectinatus* (très eurytrophe et résistant aux pollutions saprobes). *Elodea nuttallii* apparaît dans les rivières phréatiques (oligosaprobes) en voie d'eutrophisation à partir des séquences CD ou D où elle tend à remplacer *Elodea canadensis* quant à elle actuellement reléguée à l'aile mésotrophe B et C (CARBIENER *et al.*, 1988). Pour ce groupe les valeurs des paramètres de la trophie sont plus faibles que précédemment. En période estivale nous trouvons de 20 à 200 ppb de N/NH<sub>4</sub> et de 3 à 60 ppb de P/P04.

**Groupe III :** (relevés 15 à 42) Il s'agit ici d'une association d'eaux courantes (groupement à *Potamogeton pectinatus* et *Potamogeton perfoliatus* (OBERDORFER, 1977) eutrophes, qui colonise le bras du Schaftheu ainsi que la zone amont du Vieux-Rhin non touchée par les apports hypertrophes du Canal Léopold, et où nous avons mesuré une auto-épuration significative au cours du transfert

FIG. 5 — Ile de Rhinau : typologie des valeurs de la trophie.

*Rhinau island : distribution of the trophy parameters*

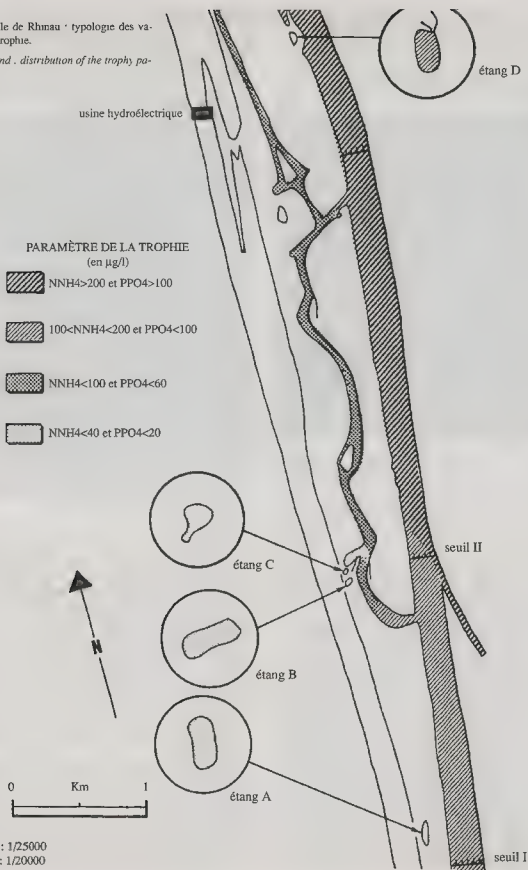
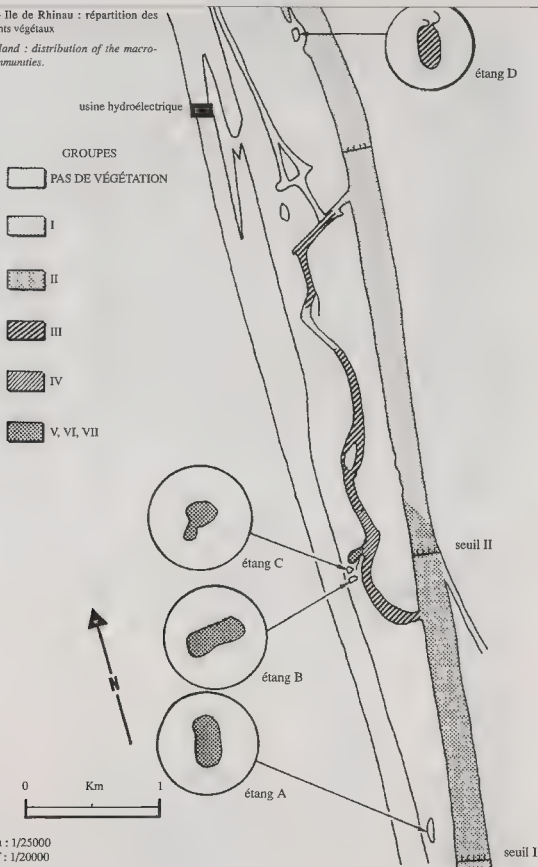


FIG. 6 — Ile de Rhinau : répartition des groupements végétaux

Rhinau island : distribution of the macrophytes communities.





amont-aval (TABLEAUX III et IV). Cette association est dominée par un sous-groupe polluo-résistant composé d'espèces d'eaux mésosaprobies et très eutrophes (faciès à *Ranunculus fluitans* sur les seules, *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, Elodées dans des secteurs plus lénitiques). Un sous-groupe d'espèces eutrophes mais relativement sensibles à la pollution organique (action de fortes doses d'ammoniaque) s'y ajoute plus en aval : *Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton crispus*. Ce dernier a été reconnu peu tolérant à l'ammoniaque (KÖHLER & LABUS, 1983 ; KÖHLER & SCHIELE, 1985 ; MONSCHAUD-DUDENHAUSEN, 1981). L'absence de ce sous-groupe en aval du Canal Léopold apparaît ainsi significative. Dans le Schaftheu supérieur, la réduction de la charge eutrophisante et l'auto-épuration de la matière organique sont très efficaces dans le secteur où se déploie cette végétation. Ainsi l'on note en 1989, dans le Schaftheu, une diminution amont-aval de 70 % des teneurs en N/NH<sub>4</sub>, de 20 % des teneurs en P/P<sub>04</sub>, sur une distance de 2000 m, cette amélioration étant accentuée par un drainage de nappe (15 à 20 % du débit du Schaftheu d'après les jaugeages en cours). Il est significatif que le sous-groupe plus polluo-sensible se déploie en aval seulement, où les DB<sub>05</sub> mesurées oscillent en saison de végétation entre 1 et 4 (exceptionnellement 5-6) mg/l.

**Groupe IV :** (relevés 43 à 45) concerne des bras aveugles latéraux du Schaftheu alimentés par des sources phréatiques (eaux oligosaprobies) et des eaux courantes (faciès lotique). On note la présence d'un groupement à *Callitriche obtusangula* et *Sium erectum*. Il est possible de classer ces bras phréatiques selon deux niveaux trophiques :

— ceux alimentés par des sources situées à l'Est, aux eaux eutrophisées par des « infiltrations » provenant du lit du Vieux-Rhin. Ces sources sont caractérisées par des teneurs relativement élevées en phosphates et ammoniaque (TABLEAU VI).

— ceux alimentés par des sources situées plus à l'Ouest, et donc plus éloignées du Vieux-Rhin, apparaissent moins contaminées par ces infiltrations eutrophisantes (ou par les « filtrats rhénans » provenant de l'amont : CARBIENER *et al.*, 1988). Leurs eaux, oligosaprobies, tendent à la mésotrophie, voire à l'oligotrophie temporaire (cas de 1989 caractérisé par l'absence de crues submergées prolongées : TABLEAU VII). Ces drains de nappe sont caractérisés par la présence de descripteurs écologiques d'apports phréatiques hautement discriminants, à savoir, les espèces oligosaprobies mais eutrophes : *Sium erectum* (qui couvre toutefois toute la gamme trophique de A à E de l'échelle de bioindication établie en rivières phréatiques), *Callitriche obtusangula* (C à E), *Ranunculus trichophyllus* (D), *Veronica anagallis-aquatica* *fo. subm.* (CD à E) et *Nasturtium officinale* (D). Cette dernière espèce est un bioindicateur très fiable de trophie élevée, (correspondant à des moyennes de près de 40 ppb

de N/NH<sub>3</sub> et P/P<sub>04</sub>) mais très sensible à la saprobie (qui induit des pics de N-ammoniacal de plusieurs centaines de ppb !) et de ce fait très typique des suintements phréatiques eutrophisés. Le statut trophique moyen des espèces recensées s'avère d'après l'expérience requise (CARBIENER *et al.*, 1988) plus élevé que ne le laissent prévoir les analyses d'eau en période d'étiage du Rhin (absence d'inondation) surtout dans le cas des sources « occidentales » très pures qui ont des valeurs tendant vers l'oligotrophie (TABLEAU VII). Cette anomalie est due à l'influence des épisodes d'eutrophisation lors des inondations (3 à 4 jours en 1989 mais plusieurs semaines en juin et juillet 1988).

Des travaux précédents (KLEIN & CARBIENER, 1988) ont montré en effet que des perturbations hydrologiques de courte durée étaient intégrées par la végétation (en rapport avec l'apport de charge solide sédimentaire eutrophisée). La végétation agit ainsi en « détecteur de perturbations » hydrologiques périodiques, aussi bien eutrophisantes (crues inondantes épigées d'eaux polluées ou eutrophisées) qu'oligotrophisantes (apports phréatiques).

**Groupe V :** (relevés 46 à 52) Il réunit des fragments de plusieurs groupements : à *Zannichellia palustris* et *Potamogeton pusillus* (cf. *Parvopotamo-Zannichellietum*) à *Lemma trisulca*, à *Utricularia*, *Chara fragilis* et *Chara contraria*, à *Myriophyllum verticillatum*, *Hippuris vulgaris*, tous typiques d'eaux claires, drainant la nappe phréatique, méso-eutrophes à mésotrophes. Ce groupe concerne deux sous-ensembles : le premier correspond d'une part à des étangs alimentés par des eaux phréatiques (étangs B, C) (TABLEAU V), mais également, du fait de leur situation en zone inondable, par des eaux de débordement du Vieux-Rhin (relevés 46 à 48). Le deuxième sous-ensemble concerne d'autre part un large bras-diverticule aveugle, au fond limono-vaseux, relié au Schaftheu, alimenté quasi-exclusivement par des eaux phréatiques (relevés 49 à 52) (TABLEAU VII). Le premier sous-ensemble (Va) est caractérisé par la présence de *Lemma trisulca* (association du *Lenmo-Spirodeletum polyrrhizae* sous-association à *Lemma trisulca*) polluo-sensible mais méso-eutrophe, ainsi que par la présence de Characées, formant souvent des tapis monospécifiques, descripteurs hydrologiques (BOURNAUD & AMOROS, 1984), caractéristiques d'apports d'eaux souterraines oligosaprobies, (OBERDORFER, 1977 ; KRAUSE, 1974), mais de statut variant du méso à l'oligotrophie selon les espèces, ce qui sera décrit ultérieurement. Ces Characées étaient, comme *Lemma trisulca*, absentes dans les étangs durant l'été 1988, du fait des perturbations eutrophisantes et saprobies, liées d'une part à une période de crue inondante s'étalant sur trois semaines environ (juin-juillet 1988), et d'autre part, en mars 1988 par le jeu d'une très active décomposition de la biomasse organique bloquée pendant l'hiver et provoquant un choc ammoniacal (*Lemma trisulca* caractérise les ensembles CD et D de l'échelle de

TABLEAU VII — Comparaison des teneurs en  $N/NH_4^+$  (ppb),  $P/P_04$  (ppb) et  $N/N_03$  (ppm) concernant trois catégories d'eau d'origine phréatique.

Comparison of the trophic parameters ( $N/NH_4$  ( $\mu g/l$ ),  $P/P_04$  ( $\mu g/l$ )  $N/N_03$  (mg/l)) of 3 kinds of groundwater streams.

|                              | $N/NH_4$ (ppb) | val. extrêmes |
|------------------------------|----------------|---------------|
| source occidentale           | 13,5           | (0 - 30)      |
| diverticule phréatique ouest | 20,4           | (0 - 65)      |
| source proximité Vieux-Rhin  | 44,3           | (3 - 76)      |
| source occidentale           | 14,4           | (6 - 26)      |
| diverticule phréatique ouest | 16             | (3 - 27)      |
| source proximité Vieux-Rhin  | 46,4           | (18 - 75)     |
| source occidentale           | 0,27           | (0,05 - 0,45) |
| diverticule phréatique ouest | 0,36           | (0 - 0,7)     |
| source proximité Vieux Rhin  | 0,72           | (0,04 - 1,49) |

bioindication de la trophie des rivières phréatiques). Ces étangs présentent des variations importantes en  $N/NH_4$  au cours de l'année (2 à 400 ppb  $N/NH_4$ ), mais de très faibles variations de taux de  $P/P_04$  (5 à 20 ppb  $P/P_04$ ) et de  $N/N_03$  (0.04 ppm : dénitrification réductrice). Ces étangs abritent en outre des espèces :

— oligosaprobies, mesotrophes à méso-eutrophes : *Hippuris vulgaris* (indicatrice d'apports d'eaux souterraines) *Elodea canadensis*, *Myriophyllum verticillatum* (espèce beaucoup plus sténophile que *Myriophyllum spicatum* : indicatrice d'oligosaprobie et mésotrophie, KŁOSOWSKY & TOMASZEWICZ, 1989), la variété *scoparius* du *Potamogeton pectinatus* (espèces du *Myriophyllum-Nupharetum Myriophylletosum verticillati* (PHILIPPI, 1969 in OBERDORFER, 1977).

— oligosaprobies, mais supportant des apports d'eaux eutrophiques : *Nitella mucronata* (KRAUSE, 1981).

— oligosaprobies et mésotrophes à oligotrophes : *Chara fragilis* (= *Chara globularis*), *Chara contraria*, et *Utricularia vulgaris*. Ces étangs constituent ainsi des isolats jouant un rôle important de refuge pour des espèces par ailleurs disparues des bras du Rhin (*Hippuris vulgaris*, *Utricularia sp.*...)

Le deuxième sous-ensemble (Vb : relevés 49 à 52) concerne un bras aveugle (200 m de long) à eaux très claires, large, peu profond et à courant lent. Il est alimenté par des apports importants d'eau phréatiques et débouche dans le Schaftheu à 600 m de la prise d'eau. A ce sous-ensemble correspond un gradient amont-aval d'eutrophisation croissante. Les teneurs en  $N/NH_4$  sont plus faibles (en moyenne en 1989 : 22 ppb de  $N/NH_4$  et 16 ppb en  $P/P_04$ ). La diversité spécifique se restreint suite à l'oligotrophisation relative. On note toutefois, la présence de macrophytes de statut plus eutrophe que ne le laissent prévoir les analyses d'eau qui indiqueraient plutôt une tendance à la mésotrophie. Nous les interprétons comme des « indicateurs de perturbations » par accroissement de la charge

eutrophisante (KLEIN & CARRIER, 1988). C'est le cas de *Zannichellia palustris* très caractéristique du groupe trophique D ainsi que *Potamogeton crispus*, lui aussi inféodé au groupe D (et E), mais non lié aux eaux d'origine phréatique, et enfin *Potamogeton pectinatus var scoparius*, accommodé typique d'eaux claires (oligosaprobies) et modérément eutrophes. Ces « indicateurs de perturbations » doivent être mis en relation d'une part avec les remous du Schaftheu lors des crues, et d'autre part avec l'existence d'un substrat limono-vaseux épais et très eutrophe (500 à 800  $\mu g$   $P/P_04/g$  de sédiment sec, alors que les sédiments du Schaftheu présentent 220 à 230  $\mu g$   $P/P_04/g$  de sédiment sec), provenant des dépôts occasionnés par ces remous lors des inondations.

**Groupe VI :** (relevés 53 à 55) Il s'agit de relevés effectués dans l'étang E à Gerstheim, à fond tantôt limono-vaseux, tantôt limono-graveleux, dont la profondeur varie de 0,10 à 3 m, alimenté essentiellement par des apports phréatiques « occidentaux » (exceptionnellement submergé). La tendance à l'oligotrophie est significative (19 ppb  $N/NH_4$  et 9 ppb  $P/P_04$  en moyenne pour 1989, année sèche ayant minimisé les échanges Rhin-nappe). Cette tendance est, ici aussi, contredite par la présence d'indicateurs de perturbations eutrophisantes, tels *Potamogeton pusillus*, *Potamogeton crispus* (dans les zones recouvertes d'un substrat limono-vaseux). La présence de *Najas minor* (espèce thermophile polliphobe devenue très rare) est à relever. Certains travaux (FORSBERG, 1964 ; MELZER, 1976 in KOHLER & LABUS, 1983) ont montré que les tapis de *Najas* (espèces non précitées, p.p. *Najas intermedia*) disparaissaient des lacs oligotrophes calcaires dès que le P total excède 20 ppb (*Najas minor* semble avoir un statut plus eutrophe...). Par contre, en accord cette fois avec les paramètres mesurés de la trophie on observe la présence de *Chara contraria*, espèce d'eaux mésotrophes à méso-eutrophes.

**Groupe VII :** (relevés 56 à 57) Il concerne l'étang A, à fond limono-graveleux, de faible profondeur. Ses eaux oligosaprobies sont les plus oligotrophes que nous ayons recensées. Cet étang est essentiellement alimenté par des apports d'eaux phréatiques occidentales (peu influencées par le Rhin). Il est caractérisé par un tapis quasi exclusif de Characées (*Nitellopsis obtusa*, *Chara intermedia*, *Nitella syncarpa*) (TABLEAU V).

## DISCUSSION

Entre 1988 et 1989, nous avons constaté une augmentation significative de la diversité spécifique (50 espèces vasculaires en 1989, et seulement 29 en 1988), et d'autre part une différenciation plus fine des différents groupements végétaux en corrélation avec les paramètres physico-chimiques étudiés. Ces deux constatations sont à relier avec l'amélioration globale de la qualité de l'eau

dans les différents hydrosystèmes (absence de crues submergées eutrophisantes en 1989, effets progressifs du fort abaissement - de moitié - de la pollution phosphatée du Rhin depuis 1987 suite à la mise en vigueur de mesures restrictives en Suisse). L'analyse plus approfondie du tableau phytosociologique de 1989 (TABLEAU VI) révèle 7 groupements bien différenciés, qui, au vu des résultats physico-chimiques, ont pu être ordonnés selon un gradient de réduction de la charge eutrophisante et polluante (pollution biologique). Ce gradient correspond à un passage progressif d'eaux hyper eutrophes connectées directement au fleuve (partie supérieure gauche du tableau) vers des eaux épurées, isolées et éloignées du fleuve et de ses influences, et qui soit par le jeu de processus auto-gènes (autoépuration) soit par drainage de la nappe, présentent une évolution vers l'oligotrophie (partie inférieure droite du tableau). On constate que le passage d'un secteur mésosaprobe hyper-eutrophe (première association dans la partie supérieure gauche du tableau) à un secteur auto-épuré devenu oligosaprobe s'accompagne d'une augmentation de la diversité spécifique et de la biomasse végétale (FIG. 5 et 6). Ceci correspond au schéma préconisé par HASLAM (1982) qui quantifie la pollution biologique à l'aide d'un indice basé, entre autre, sur l'abaissement de la richesse spécifique des groupements de macrophytes en eau courante. Inversement, le passage d'eaux auto-épurées oligosaprobies évoluant de l'eutrophie vers des milieux mésotrophes voire oligo-mésotrophes oligosaprobies (partie droite du tableau), s'accompagne d'une diminution de la richesse spécifique, avec apparition d'espèces polluo-sensibles (*Hippuris vulgaris*, *Utricularia vulgaris*, *Sium erectum*, *Nasturtium officinale*...), et d'espèces végétales inféodées strictement aux eaux calmes oligotrophes à mésotrophes (*Chara intermedia*, *Chara contraria*, *Chara fragilis*...). L'examen de la partie médiane du tableau qui concerne les eaux courantes du Schaffheu et celles plus calmes de l'étang D relié au Vieux-Rhin par des marnages révèle une zone où l'auto-épuration efficace (en moyenne diminution de 60 % de  $NH_4$  et de 20 % de  $P/P_0$ ) a pratiquement supprimé la saprobie, mais en générant un milieu très eutrophe. La diversité spécifique reste maximale mais certaines espèces polluo-tolérantes, inféodées aux zones hyper-eutrophes et mésosaprobies du Vieux-Rhin (*Lemna gibba*) ont disparu. Des espèces eutrophes développent une biomasse importante (*Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton pectinatus* et, sur les seuls à courant vif *Ranunculus fluitans*). D'autres espèces à plus large amplitude écologique s'y maintiennent (*Potamogeton pusillus*), et enfin, quelques espèces plus sensibles à la pollution biologique ou à une eutrophisation excessive apparaissent (*Potamogeton crispus*).

La partie la plus à droite du tableau correspond aux étangs les plus épurés, dont certains pourraient presque être qualifiés temporairement d'oligotrophes ; ils sont ali-

mentés par des eaux phréatiques « occidentales » donc moins contaminées par les infiltrations du Vieux-Rhin. Ces isolats abritent souvent des tapis de Characées (*Nitella obtusa*, *Nitella syncarpa*, *Chara intermedia*).

## CONCLUSION

L'efficacité de l'outil de diagnostic constitué par la végétation aquatique de macrophytes a été mise en évidence précédemment dans la plaine du Rhin par l'un de nous, en milieu oligosaprobe. Les premiers résultats obtenus dans le milieu plus complexe, partiellement saprobe et hypertrophe, des annexes du fleuve Rhin, confirment l'intérêt du diagnostic phytosociologique de qualité, qu'il s'agira d'approfondir. Il sera important de corréler les résultats obtenus dans la plaine du Rhin avec ceux de l'équipe PIREN-EAU-RHÔNE concernant d'une part la végétation aquatique (BALOCCO-CASTELLA, 1988 ; CASTELLA, C., AMOROS C., 1984 ; CASTELLA C., AMOROS C., 1986) pour laquelle de nombreuses homologies apparaissent (montrant le caractère généralisable des concepts et quantifications utilisés) et d'autre part la répartition des macroinvertébrés dans le Haut-Rhône français.

Les phytocénoses de macrophytes interviennent dans ce diagnostic par plusieurs fonctions :

- une fonction quantifiable (étonnamment précise en milieu oligosaprobe) de bioindication de la trophie et de son évolution spatio-temporelle en un site donné.

- une fonction d'indicateur de perturbations hydrologiques (« Störungszeiger » des phytosociologues allemands) basée sur l'interprétation « d'anomalies » de composition des phytocénoses (juxtaposition d'espèces oligo ou mésotrophes avec des indicateurs d'eutrophie) révèle des aspects du fonctionnement hydrologique : localisation d'apports phréatiques limnocènes, localisation d'apports eutrophisants périodiques ou permanents.

- la fonction de descripteur hydrologique est corrélée à la précédente et peut se révéler plus générale que la fonction d'indicateur de perturbations : la nature et l'intensité des échanges rivière-nappe sont révélées par la végétation aquatique des cours d'eau drainant la nappe. Le long du Rhin canalisé, ces eaux sont très généralement eutrophisées par des fuites riches en phosphates (et sujettes à une forte ammonisation secondaire) à partir du lit du fleuve canalisé (« filtrats rhénans »). Dans des travaux précédents il a été montré que la situation le long d'un affluent comme l'Ille était strictement opposée, les rivières drainant la nappe dans le champ d'inondation de l'Ille (rivière aussi polluée que le Rhin) étant très oligotrophes. L'interprétation se base sur le fonctionnement hydrologique très différent de cet affluent à lit majeur encore fonctionnel.

Enfin, la végétation, si elle intègre la qualité de l'eau,

l'influence aussi par le jeu de processus biologiques (fixation biologique dans la biomasse) ou physico-chimiques (précipitations, phénomènes d'oxydoréduction).

Dans la suite de ce travail, l'objectif retenu sera d'établir une échelle bioindicatrice basée sur la végétation dans le domaine des eaux méso à eutrophes, intégrant également une pollution biologique faible ( $DCO < 60 \text{ mgO}_2/\text{l}$ ,  $DB5 4-9 \text{ mg/l}$ ) (eaux mésosaprobies).

## REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos remerciements à la Fondation Sandoz pour le financement intégral de ce travail, ainsi que le Dr. W. KRAUSE de son aide précieuse pour la détermination des Characées, et enfin Monsieur G. MAIRE qui assure la réalisation des campagnes de jaugeages dans le cadre du CEREG.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMOROS, C., BRAVARD, J.-P., REYGROBELLET, J.-L., PAUTOU, G. & ROUX, A.L. 1988.— Les concepts d'hydrosystèmes et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 19, 4 : 531-546.
- ARVIEU, J.C., 1980.— Réactions des phosphates minéraux en milieu calcaire ; conséquences sur l'état et la solubilité du phosphate. *Sciences du sol*, 3 : 179-190.
- BALOCO-CASTELLA, C., 1988.— *Les macrophytes aquatiques des milieux abandonnés par le Haut-Rhône et l'Ain : diagnostic phyto-écologique sur l'évolution et le fonctionnement de ces écosystèmes* Thèse de Doctorat, Université Lyon I : 135 p.
- BOURNAUD, M. & AMOROS, C., 1984.— Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement : quelques exemples dans un système fluvial. *Bull. Ecol* 15 (1) : 57-66.
- CARBIENER, R., 1977.— Étude d'une séquence phytosociologique de végétaux supérieurs bioindicateurs d'eutrophisation progressive dans les cours d'eau phréatiques du « Ried » d'Alsace. *Résumé Comm. Coll.Nat. Limnologie Metz* (non publié).
- CARBIENER, R. & KRAUSE, W., 1975.— *La teneur en chlorures des cours d'eau fossés rhénan supérieur et de ses montagnes bordières. Utilisation comme traceur hydrologique*. *Erdkund*, 29 : 267-277, Bonn.
- CARBIENER, R. & ORTSCHKEIT, A., 1987.— *Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines des grossen Grundwasservorkommens Europas (Oberrheinebene)*. *Proceed Inter. Symp. IAVS Tokyo Yokohama, 1984, Vegetation Ecology and Creation of New Environments*, MIYAWAKI et al. (eds) : 283-312.
- CARBIENER, R., TREMOLIERES, M., ORTSCHKEIT, A. & KLEIN, J.-P., 1988.— *Les associations végétales bio-révélatrices des échanges hydrologiques eaux de surfaces-eaux souterraines, Coll. franco-allemand « Contamination des eaux souterraines par les nitrates »*, Univ. Stuttgart-ULP Strasbourg 6-7/10/1988. Kobus, Zilliox (eds) : 171-200.
- CARBIENER, R., TREMOLIERES, M., MERCIER, J.L., ORTSCHKEIT, A., 1990.— *Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace)*. *Vegetatio* (sous presse) : 18 p.
- CASTELLA, C. & AMOROS, C., 1984.— *Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français 45. Répartition des Characées dans les bras-morts du Haut-Rhône et de l'Ain et signification écologique*. *Cryptogamie, Algologie*, V (2-3) : 127-139.
- CASTELLA, C. & AMOROS, C., 1986.— *Diagnostic phytocologique sur les anciens méandres*, Chap. 5 in « *Recherches interdisciplinaires sur les écosystèmes de la basse plaine de l'Ain (Fr) : Potentialités évolutives et gestion* », *Doc. Cartogr. Ecologiques*, 29 : 97-108.
- FORSBERG, C., 1964.— Phosphorus, a maximum factor in the growth of Characeae. *Nature* (London), 201 : 517-518.
- HASLAM, S., 1982.— A proposed method for monitoring rivers pollution using macrophytes. *Sciences and Technology Letters*, 3 : 19-34.
- KLOSOWSKI & TOMASZEWICZ, 1989.— *Habitat conditions of phytocenoses of Myriophyllum alterniflorum Lemée 1937 em. siss 1943, Myriophyllum verticillatum soo 1927 and Myriophyllum spicatum soo 1927 in Poland*. *Aquatic Botany*, 35 (1989) : 337-356.
- KOHLER, A. & LABUS, B.C., 1983.— *Eutrophication processes and pollution of freshwater ecosystems including waste heat*. *Encyclopedia of plant physiology. New series*, 12 (D), *Physiological plant ecology IV*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- KOHLER, A. & SCHIELE, S., 1985.— *Veränderungen von Flora und Vegetation in der kaltrischen Fließgewässern der Friedburger Au (bei Augsburg) von 1972 bis 1982 unter veränderten Belastungsbedingungen*. *Arch. Hydrobiologie*, 103 : 137-199.
- KOHLER, A. & ZELTNER, G.H., 1974.— *Verbreitung und ökologie von Macrophyten in Weichwasserflüssen des Oberpfälze Waldes Hoppa*, 33 : 171-232.
- KRAUSE, W., 1974.— *Die Wasservegetation im Taubergiesengebiet vor Inbetriebnahme des Rheinsidekanals mit Ausblicken auf die künftige Entwicklung*. Das Taubergiesengebiet, Die Natur und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs, Band 7, 714 Ludwigsburg, Favoritenschloss : 306-324.
- KRAUSE, W., 1981.— *Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand*. *Limnologica* (Berlin), 13 (2) : 399-418.
- LEROUX, E., FEHRI, A., DORIOZ, J.M., BLANC, P., 1987.— *Contribution à l'étude des échanges de phosphore entre l'eau et les sédiments dans un système fluvio-lacustre*. *Sciences de l'eau*, 6 : 97-106.
- MELZER, 1976.— *Macrophytische Wasserpflanzen als Belastungsindikatoren des Gewässerzustandes Oberbayrischer Seen*. *Swiss Bot*, 34 : 1-195.
- MONSCHAUD-DUDENHAUSEN, K., 1981.— *Wasserpflanzen als Belastungsindikatoren in Fließgewässern*. Zur Erlangung des Grades eines Doktors des Agrarwissenschaften, Fakultät III, Agrarwissenschaften I, Univ. Hohenheim.
- OVERDORFER, E., 1977.— *Pflanzensoziologie Band 10, Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil I*, Veb. Gustav Fischer Verlag Jena : 311 p.
- ROBACH, F. & EGLIN, I., 1988.— *Contribution à l'étude de l'auto-épuration d'eaux polluées d'origine rhénane et répartition de la végétation aquatique dans le cadre hydrologique complexe de l'île de Rhinau*. *Mémoire de DEA, ULP Strasbourg*.
- SCHWABE-BRAUN, A. & TUXEN, R., 1981.— *Zur Synsystematik des Klases Lemneta minoris in Europa*. *Berichte des Internationalen Symposien des Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde* : 181-205.

## LES CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION DANS LES MARAIS DE CHAUTAGNE (SAVOIE)\*

Jacques FOSSATI<sup>(1)</sup> & Guy PAUTOU<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Université Claude Bernard LYON I - URA CNRS 367 « Ecologie des eaux douces »  
43, Boulevard du 11 novembre 1918 - 69622 Villeurbanne cedex

<sup>(2)</sup> Université Joseph Fourier - Grenoble I - Ecologie des populations et des peuplements végétaux alluviaux  
B.P. 53 X - F-38041 Grenoble cedex

### SUMMARY

(original scientific paper)

VEGETATION CHANGES IN THE CHAUTAGNE-FENS (SAVOIE, FRANCE).

The vegetation dynamics after the cessation of mowing are analysed on the eutrophic peat of the fens of Chautagne (Savoie, France). A diachronic analysis has given us a map of different classes of abandonment and mowing areas. A synchronic study of the vegetation has been carried out with linear sampling by quadrats points. Seventy six observations were made in June and July 1987. Their positions were determined from the map of different classes of abandonment. With these two approaches, we can try a reconstitution of the succession of vegetation and estimate the speed of this succession.

**KEY WORDS** . Eutrophic peat, secondary succession, floodplain of the Rhône river, *Cladium mariscus*, *Molinia caerulea*, *Frangula alnus*

### RÉSUMÉ

(travail original)

L'étude dynamique de la végétation est menée dans le marais tourbeux eutrophe de Chautagne (Savoie). Une première approche diachronique a permis d'établir une cartographie des zones d'égale durée d'abandon de la fauche. A partir de cette délimitation, une étude synchronique de la végétation a été effectuée à l'aide de relevés linéaires par points quadrats. Le couplage de ces deux approches a permis de reconstituer la succession végétale et d'estimer la vitesse de la séquence.

**MOTS CLÉS** : Marais tourbeux eutrophes, succession secondaire, plaine alluviale du Rhône, *Cladium mariscus*, *Molinia caerulea*, *Frangula alnus*.

### INTRODUCTION

Les successions secondaires après abandon de prairies fauchées ou pacagées ont été abordées selon des approches diverses.

L'approche diachronique menée par GODWIN (1936) et GODWIN *et al.* (1974) était centrée sur les processus de développement des fourrés à *Frangula alnus*, *Rhamnus cathartica* et *Alnus glutinosa*, par observation de quadrats permanents. LAMBERT (1951) et LAMBERT & JENNINGS (1951) ont effectué des études stratigraphiques des macrorestes contenus dans la tourbe et identifié ainsi des successions végétales replacées ensuite dans la dynamique de la rivière Bure (Angleterre). Deux autres approches complémentaires ont été effectuées par ROWELL (1986) et GILLER & WHEELER (1986) en utilisant des anciens documents cadastraux et par ROWELL & HARVEY (1988) à partir de photographies aériennes.

L'approche synchronique a permis à WHEELER (1980) et WHEELER & GILLER (1982) de reconstituer des réseaux de successions probables, du stade roselière au fourré à *Alnus glutinosa*. FOSSATI & PAUTOU (1989) présentent les stades pionniers et post-pionniers d'une séquence se déroulant sur la tourbe, après interruption de la fauche.

Le marais tourbeux eutrophe de Chautagne est situé dans la plaine alluviale du Rhône, au Nord du lac du Bourget. La zone étudiée représente 500 ha sur la commune de Chindrieux (Savoie). Le marais résulte de l'isolement d'une cuvette par une levée caillouteuse-sableuse du lit majeur du Rhône (BRAVARD, 1981). Les conditions de mise en place du marais tourbeux ont été décrites par BOURDIER (1961) et BRAVARD (1981 et 1987). Le sol tourbeux, riche en matière organique, d'une épaisseur de 6 m (BECKER, 1952) a un pH neutre alcalin et possède une

\* Communication présentée au 5<sup>ème</sup> colloque national de l'A.F.E. (Lyon, 23-25 novembre 1989). Acceptée pour publication le 24 septembre 1990

forte capacité d'échange (BORNAND & GUYON, 1979).

Le marais de Chautagne a été choisi car il est, en partie, fauché mais certaines parcelles ont été totalement ou partiellement abandonnées depuis la guerre. La végétation est bien connue par les études de PAUTOU *et al.* (1971), PAUTOU (1975), PAUTOU *et al.* (1979), PAUTOU & GIREL (1981). Une première étape a été la réalisation d'une carte des zones d'égale durée d'abandon en utilisant plusieurs sources d'informations : registre des incendies, enquête auprès des agriculteurs, registre communal de location du marais et photographies aériennes. A partir de cette carte, les relevés de végétation ont été positionnés (FOSSATI, 1987). L'objectif de cette étude était de décrire la succession végétale et d'estimer sa vitesse dans les premiers stades.

## HISTORIQUE

Le tableau I résume les grands traits de l'histoire agricole du marais et des aménagements du chenal du Rhône. Jusqu'au début du XIX<sup>ème</sup> siècle, le marais était intégré à l'activité locale. Il fournissait la blache (litière) et servait de pâturage d'hiver. Après la crise viticole au début du siècle, les surfaces fauchées se sont réduites et le pâturage a cessé vers 1920. Depuis, le marais ne participe plus aux activités agricoles communales. Quelques parcelles sont cependant encore fauchées, en septembre, par des agriculteurs de Haute-Savoie. L'installation de la peupleraie, commencée en 1936, et la culture du maïs (1970) ont encore modifié la physionomie et le rôle du marais.

La durée et la périodicité des crues ont également beaucoup changé pendant la période historique :

— Jusqu'au début du XIX<sup>ème</sup> siècle, des débordements se produisaient lors des hautes eaux d'été et des crues d'hiver (BRAVARD, 1981). Ces débordements provenaient du fleuve, de la mise en charge de la nappe captive qui augmentait les exurgences (BORNAND & GUYON, 1979) et de la montée des eaux du lac. Une vaste surface se trouvait alors inondée (PAUTOU *et al.*, 1971).

— La mise en place de digues, entre 1773 et 1860, a concentré le flux dans un chenal unique et entraîné un surcreusement, avec un enfoncement de la ligne d'eau estimé à un mètre entre 1845 et 1855 (BRAVARD, 1981). Les débordements ne se produisaient alors qu'une fois par an, lors des crues fortes et moyennes, le marais conservant cependant son rôle pour l'écroulement de ces crues.

— Les aménagements d'Anglefort (1981) et de Belley (1984) sont trop récents pour pouvoir permettre d'évaluer pleinement leurs impacts. La construction de digues submersibles limite les relations entre le fleuve et le marais au secteur situé juste en amont de Molard de Vions où des débordements se produisent pour un débit de 1400 m<sup>3</sup>/s à Châteaufort (en période de forte crue, le débit atteint 2350 m<sup>3</sup>/s). Les inondations du marais sont encore possibles, mais leur probabilité n'est plus que d'une fois tous les trois ans (BRAVARD, 1987). De plus, le niveau du Lac du Bourget est actuellement fixé à une cote qui ne permet pas le débordement jusqu'au secteur étudié.

## LA VÉGÉTATION

### MÉTHODE

L'espace étudié se répartit en zone fauchée et en cinq zones abandonnées, depuis 5, 9, 16, 24 et 33 ans. Des

TABLEAU I — Les grands traits de l'histoire agricole du marais et des aménagements du chenal du Rhône (d'après BRAVARD, 1981 et 1987)  
*Agricultural history of the fen and civil works on the Rhône River (from BRAVARD, 1981 & 1987).*

| ACTIVITÉS AGRICOLES                                                                                           |                               | AMÉNAGEMENTS |                                                                                                          |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|--------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| La fauche fournit la blache utilisée comme litière et engrais pour la vigne.<br>Le marais est pâturé en hiver |                               | 1773-1860    | Endiguement du chenal<br>Le marais est inondé deux fois par an                                           |
| Régression de la fauche                                                                                       | Crise viticole                | 1891-1910    |                                                                                                          |
| Arrêt du pâturage                                                                                             |                               | 1920         | Le marais est inondé une fois par an                                                                     |
|                                                                                                               | Installation de la peupleraie | 1936         |                                                                                                          |
| Culture du maïs                                                                                               |                               | 1970         |                                                                                                          |
|                                                                                                               |                               | 1981-1984    | Mise en eau des barrages de Chautagne puis de Belley<br>Le marais est inondé une fois tous les trois ans |

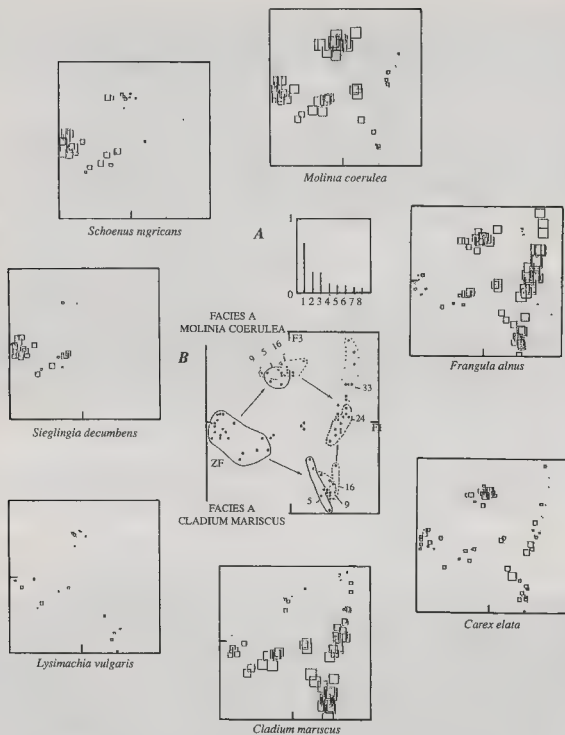


FIG. 1 Représentation de la fréquence des espèces dans le plan factoriel F1 x F3 des relevés. La taille des carrés est proportionnelle à la fréquence des espèces

A : Graphe des valeurs propres de l'AFC.

B : Représentation des relevés dans le plan factoriel F1 x F3. Les nombres indiquent la durée d'abandon en années.

ZF : zone fauchée

Frequency of species in the factorial plane F1 x F3 of samples..

relevés linéaires par points quadrats (DAGET et POISSONET, 1971) ont été réalisés en juillet 1987 dans chacune des zones ainsi définies. Le tableau floristique (82 relevés x 49 espèces) a été traité par une analyse factorielle des correspondances. Le graphe des valeurs propres (FIG. 1A) indique que la partie synthétique du tableau de données est contenue dans les trois premiers axes factoriels.

#### RÉSULTAT : ÉTUDE DU PLAN FACTORIEL F1 X F3 (FIG. 1B)

La représentation des relevés dans le plan factoriel F1 x F3 montre, sur l'axe 1, une évolution temporelle (âge d'abandon croissant). L'axe 3 individualise deux faciès dans les premiers stades d'abandon, l'un à *Molinia coerulea*, l'autre à *Cladium mariscus*. La représentation dans le plan factoriel F1 et F3 des relevés, de l'abondance de chaque espèce (AUDA, 1983 ; MHAMDI, 1984) permet de répartir les espèces végétales en quatre groupes principaux (FOSSATI & PAUTOU, 1989) :

— *groupe 1* : espèces uniquement présentes dans la zone fauchée, comme *Sieglingia decumbens*, *Carex hostiana*, *Platanthera bifolia*, *Mentha aquatica*, *Briza media*, *Oenanthe lachenalii* et *Eriophorum latifolium* ;

— *groupe 2* : espèces fréquentes dans la zone fauchée et se maintenant dans les premiers stades d'abandon. Deux sous-groupes peuvent être distingués : d'une part, les espèces présentes uniquement dans le faciès à *Molinia coerulea*, comme *Schoenus nigricans*, *Carex panicea*, *Sanguisorba officinalis* ; d'autre part, les espèces présentes dans les deux faciès, comme *Lysimachia vulgaris*, *Juncus subnodulosus*, *Potentilla erecta* et *Peucedanum palustre* ;

— *groupe 3* : espèces ayant une fréquence maximale dans les zones d'abandon intermédiaire (5, 9 et 16 ans). Les deux faciès mis en évidence sont dominés, l'un par *Molinia coerulea*, et l'autre par *Cladium mariscus*, *Carex elata* reste aussi abondant dans les deux faciès ;

— *groupe 4* : espèces caractéristiques des secteurs abandonnés depuis longtemps (24 et 33 ans). Il s'agit de *Frangula alnus*, *Phragmites australis* et de *Solidago serotina*.

### DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

(FIG. 2 et TABLEAU II)

La fauche régulière et tardive (septembre) permet le maintien de nombreuses espèces hygrophiles (*Schoenus nigricans*, *Eriophorum latifolium*) et mésophiles (*Sieglingia decumbens*, *Briza media*), malgré un abaissement de la nappe phréatique depuis plusieurs années (BRAVARD, 1987 ; FOSSATI, 1987). L'arrêt de la fauche est suivi par le développement de deux espèces, *Molinia coerulea* et *Cladium mariscus*, qui atteignent 80 % du

TABLEAU II — Composition floristique des différents stades après des périodes de plus en plus longues d'abandon.

A : fauche régulière B : fauche alternative. Durée d'abandon respectivement de 5, 9, 16, 24 et 33 ans (C, D, E, F, G) ; 10 relevés linéaires ont été effectués dans les groupements correspondant aux différents stades. Les nombres indiquent le pourcentage de fréquence : 5, espèce présente dans 80 à 100 % des relevés ; 4, dans 60 à 80 % ; 3, dans 40 à 60 % ; 2, dans 20 à 40 % ; 1, dans moins de 20 % ; (\*) : fort recouvrement des espèces.

Floristic composition of the different stages after the increasing of abandonment periods.

|                                 | A  | B  | C  | D  | E  | F  | G  |
|---------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Frangula alnus</i>           | 3  | 4  | 5* | 5* | 5* | 5* | 5* |
| <i>Cladium mariscus</i>         | 4* | 4* | 5* | 4* | 4* | 5* | 5* |
| <i>Carex elata</i>              | 4  | 5  | 5  | 5  | 5  | 3  | 3  |
| <i>Lysimachia vulgaris</i>      | 1  | 3  | 3  | 2  | 2  |    |    |
| <i>Molinia coerulea</i>         | 5* | 5* | 2  | 2  | 2  |    |    |
| <i>Juncus subnodulosus</i>      | 3  | 2  | 2  | 2  | 1  |    |    |
| <i>Carex panicea</i>            | 5* | 5* | 2  | 2  | 2  |    |    |
| <i>Sanguisorba officinalis</i>  | 5* | 5* | 3  | 3  | 5  |    |    |
| <i>Potentilla erecta</i>        | 5* | 5* | 3  | 3  | 3  |    |    |
| <i>Lythrum saicaria</i>         | 2  | 2  |    | 1  | 3  |    |    |
| <i>Eriophorum latifolium</i>    | 3  | 1  | 2  | 2  |    |    |    |
| <i>Sieglingia decumbens</i>     | 5* | 5* | 1  |    |    |    |    |
| <i>Schoenus nigricans</i>       | 5* | 5* | 3  |    |    |    |    |
| <i>Carex hostiana</i>           | 5* | 5* | 2  |    |    |    |    |
| <i>Hydrocotyle vulgaris</i>     | 2  | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Oenanthe lachenalii</i>      | 3  | 1  |    |    |    |    |    |
| <i>Galium palustre</i>          | 1  | 3  |    |    |    |    |    |
| <i>Mentha aquatica</i>          | 3  | 3  |    |    |    |    |    |
| <i>Ranunculus flammula</i>      | 1  | 3  |    |    |    |    |    |
| <i>Briza media</i>              | 5  | 3  |    |    |    |    |    |
| <i>Festuca fallax</i>           | 3  | 3  |    |    |    |    |    |
| <i>Agrostis stolonifera</i>     | 2  | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Platanthera bifolia</i>      | 4  | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Lotus corniculatus</i>       | 1  | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Succisa pratensis</i>        | 3  |    |    |    |    |    |    |
| <i>Linum catharticum</i>        | 3  |    |    |    |    |    |    |
| <i>Orchis palustris</i>         | 2  |    |    |    |    |    |    |
| <i>Scorzonera humilis</i>       | 2  |    |    |    |    |    |    |
| <i>Parnassia palustris</i>      | 2  |    |    |    |    |    |    |
| <i>Genista tinctoria</i>        | 1  | 2  |    | 1  |    |    |    |
| <i>Tetragonolobus silquosus</i> | 3  |    |    | 1  | 1  |    |    |
| <i>Gratiola officinalis</i>     |    | 1  |    |    |    |    |    |
| <i>Thalictrum flavum</i>        |    | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Holcus lanatus</i>           |    | 1  |    |    |    |    |    |
| <i>Scirpus palustris</i>        |    | 1  |    |    |    |    |    |
| <i>Orchis incarnata</i>         |    | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Senecio paludosus</i>        |    | 2  |    |    |    |    |    |
| <i>Peucedanum palustre</i>      |    | 3  | 2  |    |    |    |    |
| <i>Phragmites australis</i>     |    | 1  | 3  | 5* | 5* | 5* | 5* |
| <i>Solidago serotina</i>        |    |    | 1  | 2  | 2  | 5* | 5* |
| <i>Eupatorium cannabinum</i>    |    |    |    | 1  | 2  |    |    |
| <i>Lotus maritimus</i>          |    |    |    | 1  | 1  |    |    |
| <i>Alnus glutinosa</i>          |    |    |    |    |    | 2  |    |
| <i>Scutellaria galericulata</i> |    |    |    |    |    | 3  |    |
| <i>Solanum dulcamara</i>        |    |    |    |    |    | 1  | 1  |
| <i>Athyrium filix femina</i>    |    |    |    |    |    |    | 2  |
| <i>Salix cinerea</i>            |    |    |    |    |    |    | 2  |
| <i>Calystegia sepium</i>        |    |    |    |    |    |    | 2  |

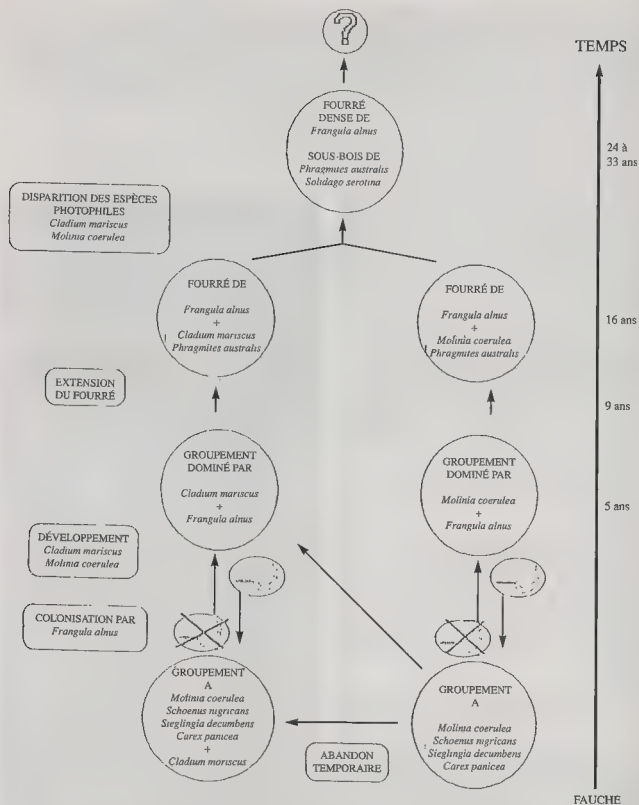


FIG. 2 — Succession secondaire de la végétation en Chautagne après l'arrêt de la fauche.  
Secondary succession of vegetation in the fen of Chautagne after the cessation of mowing

recouvrement après 9 ans d'abandon. Des mesures effectuées en Chautagne par WALTHERT (1987) ont montré une biomasse de 30 tonnes de matière sèche par hectare pour des parcelles abandonnées depuis cinq ans, dont 64 % sont représentés par la litière formant un matelas dense de 40 cm d'épaisseur. Cette occupation de l'espace provoque la disparition des espèces de petite taille (WHEELER & GILLER, 1982 ; FOSSATI, 1987).

Pendant les premières années après l'arrêt de la fauche, des individus de *Frangula alnus* s'installent. Cette espèce colonise massivement un secteur abandonné de la prairie car de nombreux semenciers existent à proximité. Ce phénomène avait également été observé par GODWIN (1943). Mac VEAN (1956) et MEREDITH (1985) soulignent la difficulté, pour des ligneux, de s'installer dans des groupements denses à *Cladium mariscus*, *Molinia caerulea* et *Carex elata*. La colonisation précoce de *Frangula alnus*, juste au moment de l'abandon, conduit à l'établissement d'un fourré dans les deux faciès (FOSSATI & PAUTOU, 1989). Des petits bosquets, résultant directement des individus installés ou présents au moment de l'abandon, se développent par une extension périphérique. Après 24 ans d'abandon, les couronnes des arbustes fusionnent et le recouvrement atteint 90 %. Les espèces héliophiles comme *Cladium mariscus* et *Molinia caerulea* sont éliminées par limitation de lumière. Comme GODWIN *et al.* (1974), nous constatons une banalisation floristique par l'arrivée d'espèces ubiquistes comme *Solidago serotina*, *Calystegia sepium* et *Solanum dulcamara*. L'extension de *Phragmites australis* et de *Solidago serotina* semble être le résultat de l'affaiblissement de *Cladium mariscus* et de *Molinia caerulea*. Une évolution vers l'aulnaie à *Alnus glutinosa* est possible, de nombreux semenciers existant à proximité (Mac VEAN, 1956 ; PAUTOU, 1985).

## CONCLUSION

Après l'abandon de l'activité de fauche, la végétation évolue vers le stade fourré dense à *Frangula alnus*, atteint en 24 ans, et est encore présent après 33 ans. Deux faciès s'installent rapidement après l'abandon ; ils sont éliminés par le développement du fourré entre 16 et 24 ans d'abandon. Ces chiffres coïncident avec ceux trouvés par GODWIN (1929 e 1936), GODWIN *et al.* (1974), WHEELER (1980), WHEELER & GILLER (1982).

Si les effets de l'endiguement du XIX<sup>ème</sup> siècle sont pleinement ressentis, par contre les aménagements hydroélectriques de Belley et de Chautagne sont trop récents pour que leurs impacts sur la végétation du marais puissent être estimés. L'inertie de ce type de végétation vis-à-vis d'un changement du régime des inondations et de la nappe phréatique, renforcée par l'activité de fauche, oblige à un suivi sur une longue période pour évaluer

l'impact réel des aménagements. La diminution des contraintes liées à l'eau (submersion, engorgement des sols, anoxie) va favoriser la progression des espèces mésophiles et la diversification des ligneux. On peut penser, cependant, que des espèces monopolistes dont l'appareil racinaire s'enfonce profondément dans le sol sont susceptibles de se maintenir et même d'augmenter leurs effectifs : c'est le cas de *Phragmites australis*, de *Solidago serotina*. On mesure combien sont complexes les interactions entre processus autogéniques (en particulier les rapports entre populations monopolistes) et processus allogéniques (forces extérieures) dans un système écologique qui dévie de façon permanente par effets cumulés d'impacts successifs.

La succession secondaire décrite doit prendre en compte les aménagements anciens et récents du chenal (BRAVARD *et al.*, 1986) et être intégrée à la dynamique générale de la végétation du système alluvial du Rhône (PAUTOU *et al.*, 1985).

## BIBLIOGRAPHIE

- AUDA, Y., 1983.— Rôle des méthodes graphiques en analyse des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques. Thèse de 3ème Cycle, Univ. Claude Bernard, Lyon 1 : 127 p.
- BECKER, J., 1952.— Etude palynologique des tourbes flamandaises des Alpes françaises. Thèse, Mém. Serv. Carte Géol. Alsace-Lorraine, 11 : 61 p.
- BORNAND, M. & GUYON, A., 1979.— Etude pédologique de la haute vallée du Rhône. Aménagement de Chautagne et de Belley. INRA, Rapport 460, Service Etude des Sols, Montpellier.
- BOURDIER, F., 1961.— Le bassin du Rhône au quaternaire. Géologie et Préhistoire. Edit. C.N.R.S., Paris : 364 p. (texte), 297 p. (fig.).
- BRAVARD, J.P., 1981.— La Chautagne. Institut des Etudes Rhodaniennes des Universités de Lyon : 182 p.
- BRAVARD, J.P., 1987.— Le Rhône : du Léman à Lyon. Edit. La Manufacture, Lyon : 451 p.
- BRAVARD, J.P., AMOROS, C. & PAUTOU, G., 1985.— Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system *Oikos*, 47 : 92-111.
- DAGET, P. & POISSONNET, J., 1971.— Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. Critères d'application. *Ann. Agron.*, 22 (1) : 5-41.
- FOSSATI, J., 1987.— Dynamique de la végétation après fauche dans un marais tourbeux eutrophe (Chautagne, Savoie, France) D.E.A., Univ. Claude Bernard, Lyon 1 : 70 p.
- FOSSATI, J. & PAUTOU, G., 1989.— Vegetation dynamic in the fens of Chautagne (Savoie, France) after the cessation of mowing. *Vegetatio*, 85 : 71-81.
- GILLER, K.E. & WHEELER, B.D., 1986.— Past peat cutting and present vegetation patterns in an undrained fen in the Norfolk Broadland. *J. Ecol.*, 74 (1) : 219-247.
- GODWIN, H., 1929.— The « sedge » and « litter » of Wicken Fen. *J. Ecol.*, 17 : 1-148.

- GODWIN, H., 1936.— Studies in the ecology of Wicken Fen - III : The establishment and development of fen scrub (carr). *J. Ecol.*, 24 : 82-116.
- GODWIN, H., 1943.— *Rhamnus cathartica* L., *Frangula alnus* Miller. *J. Ecol.*, 31 : 66-92.
- GODWIN, H., CLOWES, D.R. & HUNTLEY, B., 1974.— Studies in ecology of Wicken Fen. - V : Development of fen carr. *J. Ecol.*, 62 : 197-214.
- LAMBERT, J.M., 1951.— Alluvial stratigraphy and vegetational succession in the region of the Bure valley broads. III : Classification, status and distribution of communities. *J. Ecol.*, 39 : 149-170.
- LAMBERT, J.M. & JENNINGS, J.N., 1951.— Alluvial stratigraphy and vegetational succession in the region of the Bure valley broads. - II : Detailed vegetational-stratigraphical relationships. *J. Ecol.*, 39 : 120-148.
- Mac VEAN, D.N., 1956.— Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn III : Seedling establishment. *J. Ecol.*, 44 : 195-218.
- MEREDITH, T.C., 1985 — Factors affecting recruitment from the seed bank of sedge (*Cladium mariscus*) dominated communities at Wicken Fen, Cambridgeshire, G.B.. *J. Biogeogr.*, 12 (5) : 463-472.
- MHAMDI, A., 1984.— *Contribution à la description statistique des relations espace-temps-milieu en phytoécologie*. Thèse Doct Ingénieur, Lyon : 138 p.
- PAUTOU, G., 1975.— *Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon*. Thèse Doctorat Etat, Univ. Grenoble I : 375 p. et annexes.
- PAUTOU, G., 1985.— *Problèmes écologiques posés par l'extension des peuplements ligneux dans le marais de Lavours*. Rapport interne, Univ. Grenoble I et E.I.D. : 19 p.
- PAUTOU, G., VIGNY, F. & GRUFFAZ, R., 1971.— Carte des groupements végétaux de la Chautagne (Savoie). *Doc. Carte Vég Alpes*, X : 79-108.
- PAUTOU, G., GIREL, J., LACHET, B. & AIN, G., 1979 — Recherches écologiques dans la vallée du Haut-Rhône français. *Doc. Cartogr Ecol*, Grenoble, XXII : 5-63, 2 cartes.
- PAUTOU, G. & GIREL, J., 1981.— Les associations végétales à *Cladium mariscus* dominant dans la vallée du Rhône entre Lyon et Genève. *Coll. Phytosoc*, X : 335-349.
- PAUTOU, G., DECAMPS, H., AMOROS, Cl. & BRAVARD, J.P., 1985.— Successions végétales dans les couloirs fluviaux : l'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bull. Ecol.*, 16 (3) : 203-212.
- ROWELL, T.A., 1986.— The history of drainage at Wicken Fen, Cambridgeshire, England, and its relevance to conservation. *Biol Conserv.*, 35 (2) : 111-142.
- ROWELL, T.A. & HARVEY, H.J., 1988.— The recent history of Wicken Fen Cambridgeshire, England : a guide to ecological development. *J. Ecol.*, 76 : 73-90.
- WALTHERT, C., 1987.— *Importance des cladaies (structure et biomasse) dans les successions végétales des marais tourbeux de Chautagne (Savoie) et de Lavours (Ain)*. D.E.A. Ecologie, Univ. Joseph Fourier, Grenoble I : 32 p.
- WHEELER, B.D., 1980.— Plant communities of rich-fen systems in England and Wales. - III : Fen meadow, fen grassland and fen woodland communities and contact communities. *J. Ecol.*, 68 : 761-788.
- WHEELER, B.D. & GILLER, K.E., 1982.— Species-richness of herbaceous fen vegetation in Broadland, Norfolk in relation to the quantity of above-ground plant material. *J. Ecol.*, 70 : 179-200.

## INTRODUCTIONS AUX AUTOMES

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.



Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.

## ADONNEMENT TOUT LE TOME 22

| Volume | Devis | Montant | Titre |
|--------|-------|---------|-------|
| 1011   | 1000  | 1000    | 1011  |
| 1012   | 1000  | 1000    | 1012  |
| 1013   | 1000  | 1000    | 1013  |
| 1014   | 1000  | 1000    | 1014  |
| 1015   | 1000  | 1000    | 1015  |

Achévé d'imprimer par

**PARA  
GRAPHIC**

31240 L'UNION (Toulouse)

Tél. (16) 61.74.27.67

Dépôt légal : Août 1991

## RECHERCHES DE LA COLLECTION

Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011. Les volumes 1011 à 1015 sont les tomes 1 à 5 de la Collection 1011.



## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1<sup>er</sup> janvier 1990)

Le *Bulletin d'Ecologie* publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Ecologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du *Bulletin*, figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
  - Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
  - L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
  - Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
  - La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
  - Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
  - Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
  - Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petites caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
- Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du *Bulletin*, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 X 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat Ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations sous Mac Draw™ et Illustrator™ peuvent être utilisées.

Ne pas envoyer de texte sous pageinateur.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

## TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 22

| PARTICULIERS :          | Cotisation | Abonnement | Total |
|-------------------------|------------|------------|-------|
| FRANCE ET C.E.E         | 100 F      | 275 F      | 375 F |
| AUTRES PAYS             | 100 F      | 350 F      | 450 F |
| Étudiants et Stagiaires | 50 F       | 140 F      | 190 F |

| COLLECTIVITÉS :                    | H.T      | T.V.A. 2,1 % | T.T.C |
|------------------------------------|----------|--------------|-------|
| FRANCE                             | 509,30 F | 10,70 F      | 520 F |
| Agence et libraires (remise 10 %)  | 458,37 F | 9,63 F       | 468 F |
| ÉTRANGER                           | 528,89 F | 11,11 F      | 540 F |
| Agences et libraires (remise 10 %) | 476,00 F | 10,00 F      | 486 F |

## SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE C/o

Secrétariat Faune-Flora,  
57 rue Cuvier

75231 PARIS Cedex

Tél. 43.36.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances devront être adressées directement à :

### BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Laboratoire d'Ecologie Générale  
Muséum National d'Histoire Naturelle

4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy  
Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

**IMPORTANT :** Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

